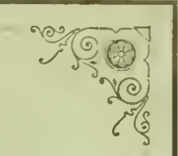



FAUNA UND FLORA

DES GOLFES VON NEAPEL

UND DER

ANGRENZENDEN MEERES-ABSCHNITTE.

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL.

30. MONOGRAPHIE:

PHORONIS

PAR

M. DE SELYS-LONGCHAMPS.

MIT 1 FIGUR IM TEXT UND 12 TAFELN.



BERLIN

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN

1907.

Subscriptionspreis jährlich 50 Mark.




Mit dieser Monographie (N. 30) beginnt Jahrgang 22.

Cette monographie (N. 30) forme le commencement de l'année 22.

FAUNA UND FLORA

DES GOLFES VON NEAPEL

UND DER

ANGRENZENDEN MEERES-ABSCHNITTE.

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL.

---

30. MONOGRAPHIE:

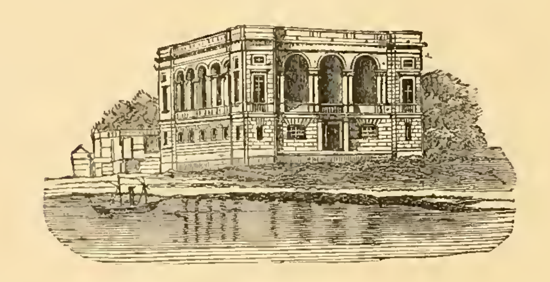
PHORONIS

PAR

MARC DE SELYS-LONGCHAMPS,

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES (LIÉGE).

MIT 1 FIGUR IM TEXT UND 12 TAFELN.



BERLIN

VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN

1907.

Subscriptionspreis jährlich 50 Mark.

PHORONIS

PAR

MARC DE SELYS-LONGCHAMPS,
DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES (LIÉGE).

AVEC 1 FIGURE DANS LE TEXTE ET 12 PLANCHES.

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL.

BERLIN
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN
1907.

Ladenpreis 70 Mark.

Avant-propos.

C'est en 1900, à l'instigation de mon Maître, Monsieur le Prof. Ed. van Beneden, que j'ai entrepris l'étude des *Phoronis*. Je n'avais, tout d'abord, pas d'autre but que de vérifier les faits objectifs du développement embryonnaire, au sujet duquel l'accord était loin d'être fait. L'apparition des mémoires de Masterman (00) et de Roule (00^2), postérieurement à ma résolution d'aborder cette question, ne fit que m'y confirmer.

J'allai faire un premier séjour à Helgoland, la terre classique de l'Actinotroque, et j'y recueillis effectivement un riche matériel des stades pélagiques d'*A. branchiata* Joh. Müller, mais peu de chose seulement en fait de stades embryonnaires. Aussi, n'eût été la générosité avec laquelle Mr Cerfontaine m'abandonna une quantité d'exemplaires de *Ph. Kowalevskyi*, chargés d'embryons, et recueillis par lui à Naples, j'aurais dû ajourner mes recherches sur les premiers phénomènes du développement. Mais, grâce à ces matériaux, supérieurement conservés, il me fut possible de publier un premier travail (02), dans lequel je m'étendis principalement sur le développement embryonnaire, tout en faisant connaître mes vues sur la morphologie de l'Actinotroque, vues qui se trouvèrent en grande partie confirmées par le beau mémoire d'Ikeda (01), paru alors que mon premier travail (02) était clôturé.

En 1902, titulaire d'une bourse de voyage du Gouvernement belge, je me rendis, au printemps, à Cette, tandis que, en été, je retournai à Helgoland et allai ensuite passer, en septembre, quinze jours à Wimereux. A Cette, j'ai récolté en abondance les adultes et les larves de *Ph. Sabatieri* L. Roule; à Helgoland, plus heureux que la première fois, j'ai recueilli deux espèces larvaires, *A. branchiata* Joh. Müller et *A. pallida* Ant. Schneider, et deux espèces adultes, *Ph. gracilis* P. J. van Beneden et *Ph. Mülleri* n. sp. J'ai fait des *Phoronis* d'Helgoland l'objet d'une publication spéciale (03). A Wimereux, enfin, j'ai obtenu *Ph. hippocrepia* Str. Wright et quelques *A. pallida* Ant. Schneider. Les matériaux d'Helgoland et de Cette m'ont servi pour une étude portant spécialement sur le développement postembryonnaire (04).

Ce m'est un agréable devoir que de réitérer aux Directeurs des différents laboratoires maritimes que j'ai visités avant de venir à Naples, MM. les Professeurs Fr. Heincke (Helgoland), A. Sabatier (Cette) et A. Giard (Wimereux), l'expression de ma bien vive gratitude pour l'excellente hospitalité que j'ai trouvée chez eux.

Au mois d'octobre 1902, Monsieur le Professeur ANT. DOHRN, bien que la table belge à la Station zoologique de Naples eût un autre titulaire, mit fort libéralement une table à ma disposition. Peu de temps après, il me proposa de faire, pour «Faune et Flore du Golfe de Naples», la monographie des *Phoronis*. Comme bien on pense, j'acceptai avec enthousiasme et reconnaissance un pareil honneur! Mon premier séjour à Naples se prolongea jusqu'en juin 1903. J'y fus de nouveau reçu, toujours dans les mêmes conditions, en 1904 et en 1905. Cette année enfin (1906), grâce à l'appui de l'Académie Royale de Belgique, j'ai eu l'avantage d'occuper la table belge.

Il est superflu que je fasse, après tant d'autres, l'éloge de l'établissement scientifique fondé, dirigé et sans cesse agrandi par M[r] DOHRN. Qu'il me suffise de dire que je sais à Monsieur le Professeur ANT. DOHRN une reconnaissance infinie pour la générosité et l'affabilité de l'accueil qu'il m'a réservé dans cet Eldorado zoologique, édifié au sein d'une nature merveilleusement belle! Faut-il dire encore combien je dois à M. DOHRN pour m'avoir permis de mener à bien la présente Monographie?

Je dois aussi des remerciements chaleureux au personnel, tant supérieur que subalterne, de la Station zoologique. Monsieur le Professeur P. MAYER m'a été d'un grand secours pour la correction des épreuves du texte, tandis que Monsieur le Professeur W. GIESBRECHT a surveillé la reproduction des figures. Monsieur le D[r] S. LO BIANCO m'a toujours abondamment pourvu de matériaux. J'ai trouvé auprès de tous la plus bienveillante assistance.

Plusieurs personnes m'ont rendu de grands services en me fournissant des matériaux comparatifs, presque exclusivement des espèces diverses d'Actinotroques. Ce sont MM. A. APPELLÖF, C. APSTEIN, J. H. ASHWORTH, E. T. BROWNE, P. CERFONTAINE, C. J. CORI, R. P. COWLES, D. DAMAS, E. S. GOODRICH, CL. HARTLAUB, W. F. LANCHESTER, W. C. M[c]INTOSH, K. R. MENON, O. NORDGAARD, W. SALENSKY, EUG. SCHULTZ, C. SHEARER, J. W. SPENGEL, H. B. TORREY et R. WOLTERECK. A tous mes remerciements sincères!

Pour la confection d'un certain nombre de mes figures, j'ai eu recours à l'un des dessinateurs de la Station zoologique, M[r] V. SERINO, qui a très scrupuleusement accompli sa tâche. J'ai d'ailleurs, sauf pour le cas des figures d'après le vivant, toujours eu soin de prendre moi-même, à la chambre claire, les grands traits des images à reproduire. Les figures exécutées par M[r] SERINO rendent admirablement l'aspect des préparations, et je ne saurais trop l'en féliciter.

Ma femme aussi m'a été d'un précieux concours. Elle m'a, notamment, aidé à chercher, dans le Plankton, les Actinotroques, rarissimes à Naples, et en a trouvé plusieurs, dont une que je crois nouvelle. D'autre part, ma femme a également

dessiné un certain nombre de figures, principalement des larves in toto, sur lesquelles elle s'est exercée à reproduire les effets combinés de relief et de transparence, qui rendent ces figures très difficiles.

La bibliographie des *Phoronis* est si considérable que j'ai reculé devant l'idée d'en faire un exposé historique complet et détaillé. La liste bibliographique, classée par ordre chronologique, en tiendra jusqu'à un certain point lieu. La bibliographie des questions de détail se trouvera aux différents paragraphes.

Le genre *Phoronis* est trop bien circonscrit et trop homogène pour que j'aie cru pouvoir me limiter strictement aux espèces méditerranéennes. Sans doute, dans la description anatomique de l'adulte, m'en suis-je tenu à peu près exclusivement à deux formes existant à Naples, et j'ai fait de même pour l'ontogenèse; mais dans la partie systématique, j'ai pris en considération toutes les espèces connues, quitte à me borner, pour les espèces exotiques, à une simple citation. L'énumération complète des espèces adultes et des espèces larvaires conduit à cette conclusion qu'il reste un grand nombre d'adultes, au moins une douzaine, à découvrir. Ce fait certain permet d'espérer que les éléments sur lesquels est basée la présente Monographie s'augmenteront de nouvelles découvertes, peut-être fort précieuses pour l'élucidation de la morphologie et des affinités des *Phoronis*. Mon espoir est que cette Monographie, synthétisant l'état actuel de nos connaissances sur les *Phoronis*, montre clairement qu'il y reste encore bien des lacunes, et ce à tous les points de vue. Je n'ai négligé nulle part de faire ressortir les questions méritant de faire l'objet de nouvelles investigations. Je puis ajouter que je me tiens entièrement à la disposition des personnes qui désireraient reprendre telle ou telle question, pour leur fournir des renseignements pratiques, voire même des matériaux.

Je me suis, pour la discussion des affinités des *Phoronis*, astreint à ne pas dépasser certaines limites, car une discussion détaillée soulèverait une quantité de problèmes morphologiques et phylogénétiques, dans l'examen détaillé desquels j'estime que je n'avais pas à entrer. En ce qui concerne particulièrement les affinités éventuelles des *Phoronis* avec les «Hémichordés» (Ptérobranches et Entéropneustes) je me suis abstenu d'en faire un examen approfondi, non seulement parce que je me suis déjà prononcé à ce sujet (04) et qu'il me serait difficile d'y revenir sans faire de la polémique, mais encore parce que je sais que plusieurs travaux importants doivent prochainement paraître sur les Ptérobranches. Une fois ces travaux parus, il sera encore temps pour moi de reprendre la question des affinités des *Phoronis* avec les Ptérobranches, surtout si ces travaux sont de nature à modifier mes idées actuelles.

Naples, en juillet 1906.

Table des matières.

Partie théorique.

Table alphabétique des auteurs.

Bibliographie chronologique des Phoronis.

1846. **Müller, Joh.** — Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee. Arch. Anat. Phys. 1846 p. 101.

Première description et dénomination de la larve des *Phoronis* (*Actinotrocha branchiata*). Müller prend l'Actinotroque pour une forme adulte, qu'il croit pouvoir rapporter à la classe des Turbellariés.

47. **Müller, Joh.** — Fortsetzung des Berichts über einige neue Thierformen der Nordsee. ibid. 1847 p. 157.

L'auteur maintient l'improbabilité de la nature larvaire de l'Actinotroque.

47. **Wagener, R.** — Über den Bau der *Actinotrocha branchiata*. ibid. 1847 p. 202.

Wagener complète la connaissance de la larve de Müller. Il a vu des stades jeunes, mais n'a observé aucun fait pouvant faire douter de la validité du genre *Actinotrocha*.

48. **Müller, Joh.** — Über die Larven und die Metamorphose der Ophiuren und Seeigel. Abh. Akad. Berlin p. 1.

L'auteur mentionne qu'il n'a toujours pas pu observer de métamorphose chez l'Actinotroque.

*49. Agassiz, L. — Lectures on Embryology. Boston Evening Traveller. Jan. 22.

Croit reconnaître, dans l'Actinotroque, la larve d'un animal de la famille des *Doris*. [Cité par Joh. Müller (54).]

50. **Müller, Joh.** — Über die Larven und die Metamorphose der Holothurien und Asterien. Abh. Akad. Berlin p. 1.

Dans une note finale, Müller signale et décrit sommairement un Ver qu'il a observé une fois à Helgoland. Il ne peut le rapporter qu'au genre *Sipunculus*, mais la description qu'il en donne ne laisse pas de doute qu'il s'agissait d'une jeune *Phoronis*, tout nouvellement métamorphosée (p. 36).

50. Siebold, C. Th. v. — Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der Würmer, Zoophyten und Protozoen während der Jahre 1845, 1846 und 1847. Arch. Naturg. 16. Jahrg. 2. Bd. (p. 407).

L'auteur se prononce en faveur de la nature larvaire de l'Actinotroque. Il croit pouvoir la rapprocher de *Bipinnaria asterigera* Sars.

53. Müller, Joh. — Über den allgemeinen Plan in der Entwicklung der Echinodermen. Abh. Akad. Berlin p. 25.

Müller remarque que l'Actinotrocha reste problématique; qu'elle subisse ou non une métamorphose, son état définitif est encore inconnu (p. 59).

54. **Gegenbaur, C.** — Bemerkungen über *Pilidium gyrans*, *Actinotrocha branchiata* und *Appendicularia*. Zeit. Wiss. Z. 5. Bd. p. 344.

Gegenbaur a observé l'Actinotroque à Messine et a assisté à une métamorphose [certainement anormale; probablement anticipée], qu'il n'a pu comprendre, mais qui lui a démontré que l'Actinotroque n'est autre chose qu'une larve.

54. **Müller, Joh.** — Über verschiedene Formen von Seethieren. Arch. Anat. Phys. 1854 p. 69.

L'auteur a retrouvé l'Actinotroque (*A. branchiata*) dans la Méditerranée et l'Adriatique. Il dit que l'explication de l'animal viendra de la signification du tube enroulé en son intérieur [le «métasome»].

*56[1]. **Wright, Str.** — *Phoronis hippocrepia*. Proc. R. Physic. Soc. Edinburgh 1856.

Première description et dénomination de la *Phoronis* adulte.

56[2]. **Wright, Str.** — Description of two Tubicolar Animals. Edinburgh New Phil. Journ. (2) Vol. 4 p. 313.

L'auteur revient sur la description de *Ph. hippocrepia*, et décrit en outre une seconde espèce: *Ph. ovalis*.

57. **Allman, J.** — A Monograph of the Freshwater Polyzoa. London, Ray Society p. 55.

Décrit et figure *Phoronis hippocrepia*, qu'il considère comme Annélide homomorphe des Bryozoaires phylactolémates («annelidan homomorph of the hippocrepian Polyzoa»).

*57. **Krohn, A.** — [Métamorphose de l'Actinotroque.] Tageblatt Bonner Naturforscherversammlung. p. 52 [1857?]. Cité d'après le Jahresbericht de Leuckart pour 1857, in Arch. Naturg. 24. Jahrg. 2. Bd. 1858 p. 101.

L'Actinotroque perd son capuchon et se transforme en un Ver, probablement tubicole.

58. **Beneden, P. J. van.** — Note sur un Annélide céphalobranche sans soies, désigné sous le nom de *Crepina*. Bull. Acad. Sc. Belg. (2) Tome 5 no. 12; Ann. Sc. Nat. (4) Tome 10 p. 11.
Description de *Phoronis* (*Crepina*) *gracilis*.

58. **Cobbold, S.** — On a probably new species or form of Actinotrocha. Trans. Micr. Soc. (Q. Journ. Micr. Sc.) Vol. 6 p. 50.
A trouvé l'Actinotroque dans le Firth of Forth.

58. **Dyster, F. D.** — Notes on *Phoronis hippocrepia*. Trans. Linn. Soc. London Vol. 22 p. 251.
Description approfondie de *Phoronis hippocrepia*.

58. **Krohn, A.** — Über Pilidium und Actinotrocha. Arch. Anat. Phys. 1858 p. 289.
Observations sur l'Actinotroque de Gegenbaur, à Messine. Krohn la considère comme différente d'*A. branchiata*. Quoique n'ayant pu surprendre la métamorphose, Krohn reconnaît que l'Actinotroque est une larve qui se transforme en un animal vermiforme, qu'il croit voisin des Echiurides ou des Thalassémacés.

58. **Leuckart, R., & A. Pagenstecher.** — Untersuchungen über niedere Seethiere. ibid. p. 573, en note.
Constatent que les cordons qui traversent la cavité du corps [cavité collaire] de l'Actinotroque (*A. branchiata*) sont de nature musculaire.

58. Leuckart, R. — Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während des Jahres 1857. Arch. Naturg. 24. Jahrg. 2. Bd. p. 103.
La découverte du genre *Phoronis* est enrégistrée dans le chapitre consacré aux Annélides. Leuckart remarque que l'absence de segmentation et de soies rapproche les *Phoronis* des Siponculides, tandis que l'appareil tentaculaire lui rappelle les Bryozoaires d'eau douce.

59. **Leuckart, R.** — Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während des Jahres 1858. ibid. 25. Jahrg. 2. Bd. p. 117.
Rendant compte des observations de Krohn, Leuckart expose les observations qu'il a faites lui-même avec Pagenstecher. Il résulte de sa description qu'ils ont vu la métamorphose [évagination du métasome], mais qu'ils ont cru à un phénomène pathologique.

59. **Wright, Str.** — Note sur le *Crepina* de M. Van Beneden. Ann. Sc. Nat. (4) Tome 11 p. 150.
Attire l'attention sur ses publications antérieures et montre que la *Crepina* est identique avec la *Phoronis*.

61. **Claparède, Ed.** — Beitrag zur Kenntniss der Gephyrea. Arch. Anat. Phys. 1861 p. 538.
Décrit et représente très exactement, sous le nom de *Sipunculus*, un jeune Ver pêché à la surface de la mer, certainement une jeune *Phoronis*.

61. **Schneider, Ant.** — Mittheilungen über die Weiterentwicklung der *Actinotrocha branchiata*. Monatsber. Akad. Berlin 24. Okt. 1861 (1862).
Reconnaît que le tube renfermé dans le corps de la larve [métasome] s'évagine pendant la métamorphose et représente la paroi du corps de l'adulte.

62. **Schneider, Ant.** — Über die Metamorphose der *Actinotrocha branchiata*. Arch. Anat. Phys. 1862 p. 47.
Etude fondamentale de la métamorphose d'*Actinotrocha branchiata*. Schneider pense que le Ver résultant de la métamorphose est un *Sipunculus*. Il signale l'existence, dans la Mer du Nord, d'une seconde espèce larvaire: *Actinotrocha pallida*.

63. **Claparède, Ed.** — Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere, an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig.
Signale l'existence de très jeunes Actinotroques à St. Vaast-la-Hougue (Manche). Il considère l'Actinotroque comme la larve d'un Siponcle.

63. Carus, J. V. — Handbuch der Zoologie. 2. Bd.
La *Phoronis* est placée à la suite des Céphalobranches, tandis que l'*Actinotrocha* est donnée comme étant la larve d'un Siponculide.

64. **Kölliker, A.** — Kurzer Bericht über einige im Herbst 1864 an der Westküste von Schottland angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. Würzburger Nat. Zeit. 5. Bd. p. 232.
Donne quelques renseignements sur une *Phoronis* (*Ph. hippocrepia* ou *Ph. gracilis*?) draguée à Millport.

65. Quatrefages, A. de. — Histoire Naturelle des Annelés marins et d'eau douce (Annélides et Géphyriens). Tome 2 Deuxième partie. Paris.
Le genre *Phoronis* (également désigné sous le nom français de Phoronie) est placé dans la famille des Serpuliens, et considéré comme Sabellide dégradée.

66. **Kowalevsky, A.** — Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. Acad. Sc. Pétersbourg (7) Tome 10 no. 15.
Dans une note de la p. 5, l'auteur dit que la *Phoronis* n'est rien d'autre que le *Sipunculus* formé par la métamorphose de l'Actinotroque.

67. **Kowalevsky, A.** — Anatomie et histoire du développement de la *Phoronis*. St. Pétersbourg [en russe; voir n° suivant].

L'étude porte sur une *Phoronis* de Naples, très commune dans le port, où elle forme un revêtement semblable à un gazon. L'auteur la rapporte à *Phoronis hippocrepia*. Il vérifie que la larve de la *Phoronis* est bien une Actinotroque. Mais il ne pense pas que, chez *Ph. hippocrepia*, la forme complète de l'Actinotroque soit atteinte. Kowalevsky est d'avis que la *Phoronis* n'appartient ni aux Géphyriens, ni aux Bryozoaires; il doute même qu'elle doive se placer parmi les Vers, et pense à une parenté avec les Mollusques.

67. **Leuckart, R.** — Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während der Jahre 1866 und 1867 (Erste Hälfte). Arch. Naturg. 33. Jahrg. 2. Bd. p. 235.

Analyse du mémoire de Kowalevsky, donnée dans le chapitre consacré aux Géphyriens. Leuckart signale qu'il a trouvé une nouvelle Actinotroque à Nice: *Actinotrocha ornata*; insuffisamment décrite.

68. **Claparède, Ed.** — Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Mém. Soc. Physique Genève Tomes 19 et 20.

Se prononce en faveur des affinités du genre *Phoronis* avec les Géphyriens, d'une part, et les Bryozoaires, d'autre part. Claparède confirme la découverte de Kowalevsky, que la larve des *Phoronis* est une Actinotrocha (p. 409, en note).

68. Claus, C. — Grundzüge der Zoologie. 1. Auflage.

L'Actinotrocha est considérée comme larve de Géphyrien.

69. **Metschnikoff, E.** — Über die Metamorphose einiger Seethiere (Cyphonautes, Mitraria, Actinotrocha). Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen.

Communication préliminaire.

71. **Metschnikoff, E.** — Über die Metamorphose einiger Seethiere. 3. Über Actinotrocha. Zeit. Wiss. Z. 21. Bd. p. 233.

Observations portant sur une espèce d'Actinotrocha rencontrée à Odessa, Trieste, Naples, Messine et surtout la Spezia, différente d'*A. branchiata*. L'auteur vérifie et amplifie les données acquises. Il décrit le ver nouvellement métamorphosé comme possédant trois vaisseaux longitudinaux (fig. 7, Pl. 20).

72. Claus, C. — Grundzüge der Zoologie. 2. Auflage 1. Bd.

L'auteur place, non sans réserves, la *Phoronis* parmi les Géphyriens, admettant pour elle l'ordre des Géphyriens tubicoles. Des doutes sont émis sur le point de savoir si le Siponculide qui se forme aux dépens de la «vraie Actinotroque» [*A. branchiata*] est bien une *Phoronis*.

73. Lankester, E. Ray. — A Contribution to the Knowledge of Hæmoglobin. Proc. R. Soc. London Vol. 21.

Etablit que la coloration rouge des globules sanguins des *Phoronis* est due à l'hémoglobine.

76. Goette, A. — Vergleichende Entwickelungsgeschichte der *Comatula mediterranea*. Arch. Mikr. Anat. 12. Bd. p. 583.

Comparaison entre Actinotrocha et Tornaria.

77. Lankester, E. Ray. — Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom: comprising a Revision of Speculations relative to the Origin and Significance of the Germ Layers. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 17 p. 399.

Le groupe des Géphyriens comprend quatre Classes: Echiurides, Priapulides, Sipunculides et Phoronides.

78[1]. **Giard, A.** — *Phoronis hippocrepia*. Bull. Sc. Dép. Nord Vol. 10 p. 24.

L'auteur signale l'existence, à Wimereux (Pas-de-Calais) d'une Actinotroque et d'une forme adulte, *Phoronis hippocrepia*. La *Phoronis* est qualifiée de Géphyrien tubicole.

78[2]. Giard, A. — L'autotomie dans la série animale. Revue Sc. Paris Tome 39 p. 629. [Réédité dans «Controverses transformistes». Paris, 1904.]

Les *Phoronis*, par l'amputation spontanée de leur lophophore, fournissent un exemple d'«autotomie économique».

*80. **Wilson, E. B.** — The Metamorphosis of Actinotrocha. Amer. Natural. Vol. 14.

Communication préliminaire.

80[1]. Balfour, F. M. — A Treatise on Comparative Embryology. Vol. 1. London.

Les *Phoronis* forment le groupe des Géphyriens tubicoles, mais l'auteur remarque que leur développement est si différent de celui des autres Géphyriens, que de nouvelles observations sont nécessaires pour déterminer la position des *Phoronis*.

80[2]. Balfour, F. M. — Larval Forms: their Nature, Origin, and Affinities. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 20 p. 381.

Morphologie de l'Actinotrocha, cette larve étant considérée comme plus voisine des larves d'Echinodermes que de la Trochosphère.

80. Hatschek, B. — Über Entwicklungsgeschichte von *Echiurus* und die systematische Stellung der Echiuridae (Gephyrei chaetiferi). Arb. Z. Inst. Wien 3. Bd. p. 45.

L'auteur admet, provisoirement, comme appendice aux Annélides, une Classe des Sipunculacea, réunissant les Sipunculides, Priapulides et Phoronides.

81. **M'Intosh, W. C.** — Note on a *Phoronis* dredged in H. M. S. Challenger. Proc. R. Soc. Edinburgh Vol. 11 p. 211.

Communication préliminaire (Voir 88). A retenir une comparaison entre l'organisation de la *Phoronis* et celle du *Balanoglossus*.

81. **Wilson, E. B.** — The Origin and Significance of the Metamorphosis of Actinotrocha. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 21 p. 202.

L'auteur a suivi la métamorphose de deux espèces d'Actinotroques de la Baie de la Chesapeake. Essai d'explication de cette métamorphose.

82. **Metschnikoff, E.** — Vergleichend-embryologische Studien. 3. Über die Gastrula einiger Metazoen. Zeit. Wiss. Z. 37. Bd. p. 286.

La cavité du corps dérive de la cavité de segmentation, et le mésoderme est un mésenchyme primaire.

82. **Foettinger, Al.** — Note sur la formation du mésoderme dans la larve du *Phoronis hippocrepia*. Arch. Biol. Tome 3 p. 679.

Formation précoce, avant la fin de la segmentation, d'éléments mésoblastiques.

82. **Caldwell, W. H.** — Preliminary Note on the Structure, Development and Affinities of *Phoronis*. Proc. R. Soc. London Vol. 34 p. 371.

Contribution importante à l'anatomie de la *Phoronis* et de l'Actinotroque. Premières données relatives au système nerveux, etc. L'auteur établit une comparaison entre *Phoronis* et les Bryozoaires, d'une part, et entre *Phoronis* et les Brachiopodes, d'autre part.

82. **Haswell, W. A.** — Preliminary note on an Australian species of *Phoronis* (Gephyrea «Tubicola»). Proc. Linn. Soc. N. S. Wales Vol. 7 p. 606.

Se rapporte à *Phoronis australis*.

82. M'Intosh, W. C. — Preliminary Notice of *Cephalodiscus*, a new Type allied to Prof. Allman's *Rhabdopleura*, dredged in H. M. S. Challenger. Ann. Mag. N. H. (5) Vol. 10 p. 337.

Cephalodiscus et *Rhabdopleura* rattachent les Bryozoaires aux *Phoronis*.

83. Shipley, A. E. — On the Structure and Development of *Argiope*. Mitth. Z. Stat. Neapel 4. Bd. p. 494.

Fait des réserves au sujet du rapprochement des Brachiopodes avec *Phoronis* et les Bryozoaires, tel qu'il a été tenté par Caldwell.

84. **Haswell, W. A.** — On a new instance of Symbiosis. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales Vol. 9 p. 1019.

Commensalisme de *Phoronis australis* avec un Cérianthe.

85. **Caldwell, W. H.** — Blastopore, Mesoderm, and Metameric Segmentation. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 25 p. 15.

Etude portant principalement sur la *Phoronis* du port de Naples. L'auteur se prononce en faveur de la nature entérocélienne des *Phoronis*.

85. Conn, H. W. — Marine Larvae, and their Relation to Adults. Studies Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 3 p. 165.

L'auteur considère que les larves des *Phoronis* [et Sipunculides sont spéciales sous bien des rapports et non étroitement alliées à celles des autres soi-disant Géphyriens.

85. Bateson, W. — The Later Stages in the Development of *Balanoglossus Kowalevskii*, with a Suggestion as to the Affinities of the Enteropneusta. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 25 Suppl. p. 81.

Crée, pour les Entéropneustes, le groupe des Hemichordata.

85. Harmer, S. F. — On the Structure and Development of *Loxosoma*. ibid. Vol. 25 p. 261.

Les Endoproctes (considérés comme les plus archaïques des Bryozoaires), étant de vraies Trochophores, ont certaines affinités avec Actinotrocha. Mais la ligne bucco-anale, dorsale chez *Phoronis*, est ventrale chez les Bryozoaires. La comparaison entre la *Phoronis* adulte et *Loxosoma* est extrêmement difficile.

*85. Lankester, E. Ray. — Polyzoa. Encyclop. Britann. (9e édit.) Vol. 19 p. 429.

Etablit un embranchement des Podaxonia, réunissant les Siponculides, les Brachiopodes et les Bryozoaires. Ces derniers se subdivisent en Vermiformes (*Phoronis*), Ptérobranches (*Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*) et Bryozoaires vrais (Ectoproctes et Endoproctes).

(D'après le Journ. Roy. Micr. Soc. (2) Vol. 5 p. 797.)

85. Ostroumoff, A. A. — Extrait de l'œuvre sur la morphologie des Bryozoaires marines. Z. Anz. 8. Jahrg. p. 577.

Rapproche la métamorphose des *Phoronis* de celle des Bryozoaires.

86. Barrois, J. — Mémoire sur la Métamorphose de quelques Bryozoaires. Ann. Sc. N. (7) Tome 1 p. 1.

Parallèle entre deux types de métamorphose: celui de la *Phoronis*, avec prédominance du tube ventral dévaginé; et celui de *Pedicellina*, dans lequel rentrent tous les Bryozoaires, caractérisé par la prédominance de la face aborale (ou céphalique de la Trochosphère).

86[1]. Ostroumoff, A. A. — Contributions à la connaissance des Bryozoaires de la Baie de Sébastopol, sous le rapport de la Systématique et de la Morphologie. Trav. Soc. H. N. Kasan Tome 16 (En russe).

L'auteur pense que les Bryozoaires se rattachent aux Archiannélides, par l'intermédiaire de formes éteintes, voisines de *Sipunculus* et *Phoronis*.

(D'après le Zoologischer Jahresbericht.)

86[2]. Ostroumoff, A. A. — Contribution à l'étude zoologique et morphologique des Bryozoaires du Golfe de Sébastopol. Arch. Slaves Biol. 1. Année Vol. 1 et 2.

Admet que le développement de l'Actinotrocha et celui des larves de Chilostomes présentent quelques points communs.

86. **Divers.** — Actinotrocha of the British Coasts. Nature Vol. 34 pp. 361, 387, 439 et 468.

Courtes notes de J. T. Cunningham, W. A. Herdman, W. H. Shrubsole et W. C. M'Intosh, relativement à l'occurrence de l'Actinotroque sur différents points des côtes anglaises.

87. M'Intosh, W. C. — Report on *Cephalodiscus dodecalophus* M'Intosh, a new type of the Polyzoa, etc. Voyage H. M. S. Challenger Zool. Part 62.

L'auteur établit un rapprochement entre *Cephalodiscus*, *Rhabdopleura* et *Phoronis* et considère comme surtout étroites les affinités entre ces deux premiers genres.

87. Harmer, S. F. — Appendix (to the preceding Report). Ibid.

L'auteur propose de placer *Cephalodiscus* dans le groupe des Hemichordata. Il examine en outre la possibilité d'une parenté entre *Cephalodiscus* et *Phoronis*.

88. **M'Intosh, W. C.** — Report on *Phoronis Buskii*, n. sp., dredged during the Voyage of H. M. S. Challenger, 1873—76. ibid. Part 75.

Importante étude anatomique. L'auteur est disposé à considérer les *Phoronis* comme un groupe aberrant des Bryozoaires.

88. Hatschek, B. — Lehrbuch der Zoologie 1. Lief. Jena.

Etablit le groupe des Tentaculata, comprenant les Bryozoaires (Ectoproctes), les Brachiopodes et *Phoronis*.

88[1]. Lang, A. — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1. Heft. Jena.

Etablit une Classe des Prosopygiens, comprenant: 1. les Siponculacés (Siponculides et Priapulides); 2. les *Phoronis*; 3. les Bryozoaires (Ptérobranches, Ectoproctes et Endoproctes); 4. les Brachiopodes.

88[2]. Lang, A. — Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung. Jena 166 pgg.

Nombreuses allusions aux *Phoronis*.

89. **Benham, W. B.** — The Anatomy of *Phoronis australis*. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 30 p. 125.

Etude approfondie de l'anatomie de *Phoronis australis*, mettant plusieurs faits nouveaux en lumière. L'auteur se prononce en faveur d'affinités des *Phoronis* avec *Sipunculus*, plus étroites qu'avec les Bryozoaires.

89[1]. **Cori, C. J.** — Beitrag zur Anatomie der *Phoronis* (Inaug.-Dissert.). Prague, Juillet 1889.

Communication préliminaire (Voir 90).

Ce travail porte principalement sur *Phoronis psammophila*, espèce nouvellement décrite, habitant le petit Pantano, près de Messine.

89[2]. Cori, C. J. — Über Nierencanälchen bei Bryozoen. Lotos Prague (2) 11. Bd. 1891.

Comparaison détaillée des néphridies de *Cristatella* et de *Phoronis*.

89. **Roule, L.** — Sur une nouvelle espèce méditerranéenne du genre *Phoronis*. C. R. Acad. Sc. Paris Tome 109 p. 195.

Description sommaire de *Phoronis Sabatieri*, habitant l'Etang de Thau (Cette).

89. **M'Intosh, W. C.** — On the Pelagic Fauna of the Bay of St. Andrews during the Months of 1888. Ann. Report Fish. Board Scotland Vol. 7 Part 3 p. 270.

Signale l'occurrence d'Actinotroques à St. Andrews, et donne des figures.

90[1]. **Andrews, E. A.** — On a new American species of the remarkable animal *Phoronis*. Ann. Mag. N. H. (6) Vol. 5 p. 445.

Se rapporte à *Phoronis architecta*, trouvée à Beaufort, N. C. L'auteur pense que les caractères de cette espèce sont en faveur d'un rapprochement avec les Sipunculides, et ensuite avec les Annélides, plutôt qu'avec les Bryozoaires.

90. **Cori, C. J.** — Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*. Zeit. Wiss. Z. 51. Bd. p. 480.

Synthétise et étend considérablement les données acquises sur ces questions. Cori est favorable au rapprochement des *Phoronis* avec les Bryozoaires, tout en se refusant à les considérer comme groupe aberrant des Bryozoaires.

90. **Roule, L.** — Sur le développement des feuillets blastodermiques chez les Géphyriens tubicoles (*Phoronis Sabatieri*, nov. sp.). C. R. Acad. Paris Tome 110 p. 1147.
Renvoi au No. 90[2].

90. Dalla Torre, K. W. v. — Die Fauna von Helgoland. Z. Jahrb. Abth. Syst. 4. Bd. Suppl.
On y trouve la mention: «*Phoronis norvegica* J. Müll. — Mit Actinotrocha Larve: J. Müller» (p. 90), qui doit être le résultat d'une erreur, attendu que Joh. Müller n'a jamais vu de *Phoronis* adulte.

90. Ehlers, E. — Zur Kenntniss der Pedicellinen. Abh. Ges. Wiss. Göttingen 36. Bd.
Se prononce en faveur de la parenté de *Phoronis* avec *Sipunculus*, plutôt qu'avec les Bryozoaires. Mais les Bryozoaires eux-mêmes devraient être rapprochés des Géphyriens.

90. Shipley, A. E. — On *Phymosoma varians*. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 31 p. 1.
Rapproche *Phoronis* et *Phymosoma* et plaide en faveur du maintien du genre *Phoronis* parmi les Géphyriens inermes.

90[2]. Andrews, E. A. — Notes on the Anatomy of *Sipunculus Gouldii* Pourtalès. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Baltimore Vol. 4 No. 7.
Se prononce en faveur du rapprochement de *Phoronis* avec les Siponculides.

90. Sluiter, C. Ph. — Die Evertebraten aus der Sammlung des königlichen naturwissenschaftlichen Vereins in Niederländisch Indien in Batavia. 3. Die Gephyreen. Nat. Tijdschr. Nederl. Indie 50. Deel p. 102.
S'élève contre la réunion des *Phoronis* avec les Siponculides, les Brachiopodes et les Bryozoaires. (Classe des Prosopygiens de Lang.)

91. **Garstang, W.** — *Phoronis* at Plymouth. Journ. Mar. Biol. Ass. Plymouth (2) Vol. 2 p. 77.
Signale l'existence, à Plymouth et à Falmouth, de *Phoronis hippocrepia*. Donne l'énumération des points des côtes anglaises sur lesquels on a rencontré des *Phoronis* et des Actinotroques.

91. **Hatschek, B.** — Lehrbuch der Zoologie. 3. Lief. Jena.
A mentionner la fig. 301 (p. 312), représentant une jeune Actinotroque. Cette larve est considérée comme Trochophore modifiée.

91. Lang, A. — Zum Verständniss der Organisation von *Cephalodiscus dodecalophus* M'Int. Jena. Zeit. Naturw. 25. Bd. p. 1.
N'admet pas la parenté de *Cephalodiscus* avec les Bryozoaires et *Phoronis*, mais seulement une convergence due à des genres de vie analogues.

91. Roule, L. — Considérations sur l'embranchement des Trochozoaires. Ann. Sc. Nat. (7) Tome 11 p. 121.
Les *Phoronis* se placent, sous le nom de Géphyriens tubicoles, à côté des Bryozoaires et des Brachiopodes, formant le groupe des Tentaculifères.

92. **Garstang, W.** — Notes on the Marine Invertebrate Fauna of Plymouth for 1892. Journ. Mar. Biol. Ass. Plymouth (2) Vol. 2 p. 335.
L'auteur revient sur *Phoronis hippocrepia*, très abondante à Plymouth.

92. Blochmann, F. — Über die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden. Arch. Ver. Freunde Naturg. Mecklenburg 46. Jahrg. p. 37.
Rapproche les *Phoronis* des Brachiopodes.

92. Fowler, G. H. — The Morphology of *Rhabdopleura Normani* Allm. Festschrift Leuckart Leipzig p. 293.
Elargit encore le groupe des Hemichordata, pour y placer *Rhabdopleura*, et envisage la possibilité d'une parenté entre ce genre et les *Phoronis*, qui «may almost be said to be *Rhabdopleura* without the preoral lobe and associated structures» (p. 297).

92. Schimkéwitch, W. — Sur les relations génétiques de Métazoaires. C. R. Congrès Intern. Z. 2. Sess. 2. part. p. 215.
Porte notamment sur les affinités des *Phoronis*, placées entre les Bryozoaires et les Sipunculiens.

93. **Haswell, W. A.** — Jottings from the Biological Laboratory of Sydney University. No. 17. Three Zoological Novelties. 1. The occurrence of a second species of *Phoronis* in Port Jackson. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2) Vol. 7 p. 340.
Signale l'existence d'une *Phoronis* qu'il croit être *Ph. psammophila* Cori, dans la même localité que *Ph. australis* (Port Jackson).

93. Cori, C. J. — Die Nephridien der *Cristatella*. Zeit. Wiss. Z. 55. Bd. p. 626.
Concordance des néphridies de *Cristatella* avec celles de *Phoronis*.

93. Davenport, C. B. — On *Urnatella gracilis*. Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 24 No. 1.
Repousse l'idée d'une parenté étroite entre *Phoronis* et les Bryozoaires, parmi lesquels les Endoproctes seraient primitifs et dérivés d'ancêtres voisins des Rotifères.

93. Korschelt, E., & K. Heider. — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. 3. Lief. Jena.

Admettent un groupe des Molluscoïdes, réunissant les *Phoronis* avec les Bryozoaires (Ectoproctes) et les Brachiopodes.

93. Roule, L. — L'embryologie générale. Paris.

Les *Phoronis* sont qualifiés de Tentaculifères hématobrachiés.

93. Spengel, J. W. — Die Enteropneusten des Golfes von Neapel. Fauna Flora Golf. Neapel 18. Monographie.

Combat la comparaison tentée par Goette (76) entre Actinotrocha et Tornaria (p. 677).

94. Roule, L. — L'embryologie comparée. Paris.

On y trouve différentes assertions relatives au développement des *Phoronis*, que l'auteur n'a pas maintenues ultérieurement (Voir No. 00^{2}).

95. Oka, A. — On the so-called Excretory-Organ of Fresh-water Polyzoa. Journ. Coll. Sc. Japan Tokyo Vol. 8 p. 339.

La ressemblance de *Phoronis* avec les Bryozoaires (Ectoproctes) est superficielle. *Phoronis* se rapproche plus des Siponculides que des Bryozoaires.

95. Goodrich, E. S. — On the Coelom, Genital Ducts, and Nephridia. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 37 p. 477.

Phoronis, p. 499. L'auteur pense que, chez *Ph. australis*, les néphridies s'ouvriraient d'une part au-dessus, et d'autre part au-dessous du diaphragme, ce qui est une mésinterprétation de la description de Benham (89).

96. **Roule, L.** — Sur les métamorphoses larvaires du *Phoronis Sabatieri*. C. R. Acad. Sc. Paris Tome 122 p. 1343.

Renvoi au No. 00^{2}.

96^{1}. **Masterman, A. T.** — Preliminary Note on the Structure and Affinities of *Phoronis*. Proc. R. Soc. Edinburgh Vol. 21 p. 59.

L'auteur propose de faire entrer le genre *Phoronis* dans le groupe des Hemichordata, dépendant, eux-mêmes, de la grande division des Trimetamera.

96^{2}. **Masterman, A. T.** — On the Structure of Actinotrocha considered in relation to the suggested Chordate Affinities of Phoronis. ibid. p. 129.

Masterman considère une paire de diverticules stomacaux de l'Actinotroque comme homologue à la notochorde des Chordés; il élargit l'embranchement des Chordata pour y faire rentrer les *Phoronis* (Diplochorda), placés à côté des Hemichorda.

96^{3}. **Masterman, A. T.** — Preliminary Note on the Anatomy of Actinotrocha and its bearing upon the suggested Chordate affinities of *Phoronis*. Z. Anz. 19. Bd. p. 226.

Extrait des deux N^{os} précédents.

96^{4}. **Masterman, A. T.** — *Phoronis*, the Earliest Ancestor of the Vertebrata. Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. 66. Meet. p. 837.

Sommaire d'une lecture.

96. Haeckel, E. — Systematische Phylogenie der Wirbellosen Thiere.

Admet le groupe des Prosopygiens de Lang (88^{1}). La classe des Phoronaria est constituée par la seule famille des Phoronides, comprenant les deux genres *Phoronis* (*hippocrepis*) et *Phoronella* (*australis*). Le genre *Phoronella* est créé pour la réception de *Phoronis australis* Haswell, considérée comme possédant deux paires de néphridies.

96. Perrier, Ed. — Traité de Zoologie, fascicule 4. Paris.

Les *Phoronis* sont placés, comme ordre des Géphyriens tubicoles, parmi les Vers annelés. Par suite d'une confusion avec *Histriobdella homari* P. J. v. Ben., l'auteur attribue l'établissement du genre *Phoronis* à P. J. van Beneden, et fait vivre ces animaux sur les œufs de Homard! (p. 1662).

96. Shipley, A. E. — Gephyrea and *Phoronis*. Cambridge Natural History London Vol. 2.

Bon article sur *Phoronis*, au sujet de la position systématique de laquelle l'auteur ne se prononce pas.

97. **Masterman, A. T.** — On the Diplochorda. 1. The Structure of Actinotrocha. 2. The Structure of *Cephalodiscus*. Q. Journ. micr. Sc. (2) Vol. 40 p. 281.

Etude de l'anatomie de l'Actinotroque, dans le sens d'une comparaison avec *Balanoglossus*. Les Hemichorda sont réduits aux seuls Entéropneustes; les Diplochorda réunissent *Phoronis*, *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*. Tous ces groupes se placent dans le sous-embranchement des Archichorda.

97. **Oka, A.** — Sur une nouvelle espèce japonaise du genre *Phoronis*. Ann. Z. Japon. Tokyo Vol. 1 p. 147.

Description sommaire de *Phoronis Ijimai*.

97. **Schultz, E.** — Über Mesodermbildung bei *Phoronis*. Trav. Soc. Natural. Pétersbourg Vol. 28 p. 47.

Origine du mésoderme aux dépens d'un mésenchyme primaire, et persistance du blastocèle, qui se transforme en cœlome.

97. Browne, E. T. — On the changes in the Pelagic Fauna of Plymouth during September 1893 and 1895. Journ. Mar. Biol. Ass. Plymouth (2) Vol. 4 p. 168.
Irrégularité de l'occurrence d'Actinotrocha à Plymouth.

97. Delage, Y., & E. Hérouard. — Les Vermidiens. Traité de Zoologie concrète Tome 5 Paris.
Les *Phoronis* (= Vermiformes) constituent, avec les Ptérobranches (*Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*), la division des Axobranches, l'une des Classes des Vermidiens.

97. Parker, T. J., & W. A. Haswell. — A Text-Book of Zoology. Vol. 1. London.
Admettent un embranchement des Molluscoïdes, réunissant les *Phoronis* avec les Bryozoaires et les Brachiopodes. (*Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, réunis aux Entéropneustes, forment le sous-embranchement des Adelochorda.)

98. **Roule, L.** — Sur la place des Phoronidiens dans la classification des animaux et sur leurs relations avec les Vertébrés. C. R. Acad. Sc. Paris Tome 127 p. 633.
Les Ptérobranches forment le trait-d'union entre les *Phoronis* et les Bryozoaires.

98. Masterman, A. T. — On the Further Anatomy and the Budding Processes of *Cephalodiscus dodecalophus* (M'Intosh). Trans. R. Soc. Edinburgh Vol. 39 p. 507.
Le pédoncule de *Cephalodiscus* est considéré comme l'homologue de la portion aborale du tronc des *Phoronis*, ces deux formations représentant morphologiquement l'extrémité postérieure (p. 513).

98. Ziegler, H. E. — Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. D. Z. Ges. 8. Vers. p. 14.
Phoronis, p. 52 et 62. Se prononce contre le caractère entérocélien de ces animaux.

99[1]. **Roule, L.** — Considérations sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. Bull. Acad. Sc. Toulouse Tome 2 p. 159.
Renvoi au N° 00[2].

99[2]. **Roule, L.** — La structure de la larve Actinotroque des Phoronidiens. Proc. 4. Internat. Congress Z. p. 230.
Communication préliminaire. Voir N° 00[2].

99. M'Bride, E. W. — On the Origin of Echinoderms. ibid. p. 142.
Les Echinodermes, les Entéropneustes (et par leur intermédiaire les Vertébrés) et les *Phoronis* auraient eu des ancêtres éloignés en commun (Protocœlomata).

99. Willey, A. — Enteropneusta from the South Pacific, with Notes on the West Indian Species. Z. Results Willey Cambridge Part 3.
N'admet pas la comparaison des diverticules stomacaux d'*Actinotrocha branchiata* avec la notochorde des Chordés. Il préfère l'idée que ces diverticules seraient les vestiges d'une paire de fentes branchiales, existant encore chez *Cephalodiscus*.

1900. **Browne, E. T.** — The Fauna and Flora of Valencia Harbour. Proc. R. Irish Acad. (3) Vol. 5.
A trouvé des Actinotroques au printemps, sur la côte occidentale de l'Irlande.

00. **Carazzi, D.** — Ricerche sul Plancton del lago Fusaro in rapporto con la ostricoltura. Boll. Notizie Agrar. Anno 22 Sem. 2 No. 30 p. 1270.
Signale l'abondance des Actinotroques dans le Lac de Fusaro, près de Naples, de mars à mai.

00. **Masterman, A. T.** — On the Diplochorda. 3. The Early Development and Anatomy of *Phoronis Buskii* (M'Intosh). Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 43 p. 375.
L'auteur décrit la formation du mésoblaste chez *Phoronis* comme absolument comparable au processus suivi par *Balanoglossus Kowalerskyi*, d'après Bateson.

00[1]. **Roule, L.** — Remarques sur un travail récent de M. Masterman concernant le développement embryonnaire des Phoronidiens. Z. Anz. 23. Bd. p. 425.
Polémique.

00[2]. **Roule, L.** — Etude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. Ann. Sc. N. (8) Tome 11 p. 51.
Longue étude de l'ontogenèse de *Phoronis Sabatieri*.

00. Lankester, E. R. — A Treatise on Zoology. London. Part 2 Chap. 2.
Admet un groupe des Diplochorda, dont il considère la position comme incertaine.

01. **Masterman, A. T.** — Professor Roule upon the Phoronidea. Z. Anz. 24. Bd. p. 228.
Polémique.

01. **M'Intosh, W. C.** — The Coloration of Marine Animals. Ann. Mag. N. H. (7) Vol. 7 p. 221.
Phoronis et Actinotrocha, p. 230.

01. **Ikeda, I.** — Observations on the Development, Structure and Metamorphosis of Actinotrocha. Journ. Coll. Sc. Japan Tokyo Vol. 13 p. 507.
Etude approfondie du développement et de la métamorphose de l'Actinotroque.

01. **Torrey, H. B.** — On *Phoronis pacifica*, sp. nov. Biol. Bull. Woods Holl Vol. 2 p. 283.
Description sommaire.

02. **Masterman, A. T.** — Review of Mr Ikeda's Observations, etc. Q. Journ. micr. Sc. (2) Vol. 45 p. 485.
Polémique.

02. **Menon, K. R.** — Notes on Actinotrocha. ibid. p. 473.
Observations portant principalement sur la métamorphose.

02. **Selys Longchamps, M. de.** — Recherches sur le développement des *Phoronis*. Arch. Biol. Tome 18 p. 495.
Combat l'idée de la «trimétamérie» de l'Actinotroque et insiste sur la nature blastocélienne de la cavité préseptale.

02. **Ikeda, I.** — On the Occurrence of *Phoronis australis* Haswell near Misaki. Annot. Z. Japon. Tokyo Vol. 4 p. 115.
L'auteur a retrouvé la *Phoronis* commensale des Cérianthes.

02. Cerfontaine, P. — Recherches expérimentales sur la Régénération et l'Hétéromorphose chez *Astroides calycularis* et *Pennaria Carolinii*. Arch. Biol. Tome 19 p. 245.
Indique (p. 262) la probabilité de l'existence, chez *Phoronis Kowalevskii*, d'un mode de régénération spontanée, annuelle.

02. Conklin, E. G. — The Embryology of a Brachiopod, *Terebratulina septentrionalis* Couthouy. Proc. Amer. Phil. Soc. Philadelphia Vol. 41 p. 41.
Rapprochement entre l'Actinotrocha et la larve des Brachiopodes.

02. Haller, B. — Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie. Jena 1904.
Entend les Bryozoaires comme comprenant: Endoproctes; Ectoproctes: 1, Lophopodes (Phylactolémates et *Phoronis*), 2, Stelmatopodes (Cyclostomes, Cténostomes et Chilostomes). La fig. 234 (p. 228), se rapportant à *Phoronis*, est originale.

02. Lang, A. — Fünfundneunzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Centraltheile des Blutgefässsystems der Thiere. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich 47. Jahrg.
Réédité in: Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jena. Zeit. Naturw. 38. Bd. 1903.
Les thèses 40, 42 et 45 ont trait aux *Phoronis*.

02. Schneider, K. C. — Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Thiere. Jena.
L'auteur admet un groupe des Tentaculata, comprenant: 1, les Discocephala (*Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*); 2, les Lophophora (*Phoronis* et Bryozoaires); 3, les Brachiopoda. — Chaetognatha + Tentaculata + Enteropneusta = Trimeria; Trimeria + Ameria (Echinoderma) = Prochordata. L'épistome de *Phoronis* (fig. 279, p. 226) est considéré comme segment distinct.

03. **Goodrich, E. S.** — On the Body Cavities and Nephridia of the Actinotrocha Larva. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 47 p. 103.
Est essentiellement d'accord avec Ikeda (01) et de Selys (02).

03. **Ikeda, I.** — On the Development of the Sexual Organs and of Their Products in *Phoronis*. Annot. Z. Japon. Tokyo Vol. 4 p. 141.
Chez *Ph. Ijimai* et *Ph. australis*, l'ovaire et le testicule se développent simultanément, sur les capillaires en cœcum de l'extrémité inférieure du corps.

03[1]. **Schultz, E.** — Aus dem Gebiete der Regeneration. 3. Über Regenerationserscheinungen bei *Phoronis Mülleri* Sel. Long. Zeit. Wiss. Z. 75. Bd. p. 391.
L'auteur voit dans le genre *Phoronis* un trait d'union entre une forme voisine des *Balanoglossus* et les Bryozoaires.

03[2]. **Schultz, E.** — Idem. 4. Über Regenerationserscheinungen bei *Actinotrocha branchiata* Müller. ibid. p. 473.
L'auteur expose que, dans la régénération et dans l'ontogénèse, la cavité collaire définitive (cœlome lophophoral) dérive de parties séparées de la cavité cœlomique du tronc.

03. **Poche, Fr.** — Über den richtigen Namen der Gattung *Phoronis* Str. Wright. Z. Anz. 26. Bd. p. 466.
Soutient que le genre *Phoronis* devrait s'appeler *Actinotrocha*.

03. **Selys Longchamps, M. de.** — Über *Phoronis* und Actinotrocha bei Helgoland. Wiss. Meeresunt. (2) 6. Bd. Abth. Helgoland p. 1.
Description de *Phoronis Mülleri*, n. sp. et de *Crepina* (*Phoronis*) *gracilis*, retrouvée pour la première fois depuis que Van Beneden l'a fait connaître. Description d'*A. branchiata* Müller, larve de *Phoronis Mülleri*, et d'*A. pallida* Schneider, larve d'une espèce inconnue, qui n'avait plus été signalée non plus depuis sa découverte.

03. Perrier, Ed., & Ch. Gravier. — La Tachygénèse ou accélération embryogénique, son importance dans les modifications des phénomènes embryogéniques; son rôle dans la transformation des organismes. Ann. Sc. N. (8) Tome 16 p. 133.
La métamorphose des *Phoronis* s'explique par la tachygénèse.

04[1]. **Cowles, R. P.** — Origin and Fate of the Body Cavities and the Nephridia of the Actinotrocha. J. Hopkins Univ. Circ. (2) № 2 p. 168 (réédité in: Ann. Mag. N. H. (7) Vol. 14 p. 69).
Est essentiellement d'accord, quant aux faits, avec Ikeda (01), Goodrich (03) et de Selys (04).

04[2]. **Cowles, R. P.** — Origin and Fate of the Blood Vessels and Blood Corpuscles of the Actinotrocha. Z. Anz. 27. Bd. p. 598.

Confirme, en ce qui concerne l'origine des vaisseaux, les résultats d'Ikeda (01), mais diffère de lui quant au mode de formation des globules rouges.

04. **Selys Longchamps, M. de.** — Développement postembryonnaire et affinités des Phoronis. Mém. Cl. Sc. Acad. Belg. Tome 1 p. 1.

Observations portant principalement sur l'édification des cavités du corps et du système sanguin. L'auteur se prononce contre la parenté des *Phoronis* avec les Ptérobranches (*Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*) ou les Entéropneustes, et en faveur de leur rapprochement avec les Bryozoaires et les Brachiopodes, plutôt qu'avec les Géphyriens inermes (Sipunculides).

04. Giard, A. — Controverses transformistes. Paris, 1904.

«. . . les Echiurides sont des Annélides à peine modifiés (à faible métamérisation), tandis que les Sipunculidés se rattachent aux Bryozoaires par les *Phoronis* et les autres animaux constituant le groupe des Podaxonia» (p. 107).

04. Hartlaub, Cl. — Bericht über eine zoologische Studienreise nach Frankreich, Grossbritannien und Norwegen, ausgeführt im Frühjahre 1902. Wiss. Meeresunt. (2) 5. Bd. Abth. Helgoland p. 97.

Signale l'abondance de *Phoronis hippocrepia* à Tatihou, près St. Vaast-la-Hougue (Manche).

04. Harmer, S. F. — Hemichordata. Cambridge Natural History London Vol. 7.

Hemichordata = 1. Enteropneusta; 2. Pterobranchia (*Cephalodiscus*, *Rhabdopleura*); and possibly, 3. Phoronidea.

04. Schepotieff, Al. — Zur Organisation von *Rhabdopleura* (Vorläufige Mittheilung). Bergens Mus. Aarbog 1904 № 2.

Considère la parenté des genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* avec *Phoronis* (par l'intermédiaire d'Actinotrocha), comme indubitable.

05. **Enriques, P.** — Della circolazione oscillante nella *Phoronis psammophila*. Atti Accad. Lincei Rend. (5) Vol. 14 Sem. 2 p. 451.

Le plasma sanguin subit, dans le vaisseau médian, un mouvement de va et vient; mais les poussées en avant étant plus violentes que les retours en arrière, les globules subissent, dans ce vaisseau, un mouvement ascensionnel, tandis qu'ils descendent par le vaisseau latéral. Les globules, avec fort peu de plasma, sont donc seuls à faire le tour du système circulatoire.

05. Harmer, S. F. — The Pterobranchia of the Siboga-Expedition. Siboga-Exped. Leiden Monogr. 26[bis].

«while *Phoronis* is not closely related to the Pterobranchia, its affinities are really in that direction» (p. 119).

05. Meyer, Ed. — Theoretische Betrachtungen über die ersten Anfänge des ambulacralen Wassergefässsystems der Echinodermen und die Abstammung ihrer bilateralen Vorfahren. Z. Jahrb. Abth. Morph. 21. Bd.

Nombreuses allusions aux *Phoronis*. Le diaphragme de ces animaux est comparé à un dissépiment d'Annélide, et la subdivision qu'il établit est rapprochée de celle qui est réalisée dans la région thoracique des Térébelloïdes (p. 21).

05. Schepotieff, Al. — Über Organisation und Knospung von *Rhabdopleura*. Z. Anz. 28. Bd. p. 795.

Phoronis est considérée comme rentrant dans le groupe des Trimetamera (p. 806).

06. **Shearer, C.** — Studies on the Development of Larval Nephridia. Part 1. *Phoronis*. Mitth. Z. Stat. Neapel 17. Bd. p. 487.

Origine des solénocytes aux dépens de la même ébauche ectoblastique que les canaux urinaires eux-mêmes. La cavité cœlomique du tronc est considérée comme close dès le début.

06. **Spaulding, M. H.** — Note on the Occurrence of Phoronis larvae (Actinotrocha) at Monterey Bay, California. Z. Anz. 30. Bd. p. 184.

Les plus grandes de ces Actinotroques mesurent 1,75 mm et portent 11 paires de tentacules larvaires. L'auteur suppose qu'elles appartiennent à *Ph. pacifica*.

06. **Schepotieff, Al.** — Über einige Actinotrochen der norwegischen Fjorde. Zeit. Wiss. Z. 84. Bd. p. 79.

Est essentiellement d'accord, quant aux faits, avec Ikeda (01), Goodrich (03) et de Selys (04). Les *Phoronis*, Ectoproctes et Brachiopodes sont considérés comme Triarticulata modifiés (p. 90).

06. Kupelwieser, H. — Untersuchungen über den feineren Bau und die Metamorphose des Cyphonautes. Zoologica Heft 47.

Rapproche le «sac interne» (Saugnapf) de Cyphonautes de l'ébauche du tronc (Rumpfkeim) des jeunes larves de *Polygordius*, et du «métasome» (Fußscheibe) de l'Actinotrocha (p. 43).

06. **Brooks, W. K., & R. P. Cowles.** — *Phoronis architecta*. Mem. Nation. Acad. Sc. Washington Vol. 10 (1905) p. 69.

Important mémoire, dont je n'ai eu connaissance qu'après achèvement de mon manuscrit. J'en ferai l'analyse dans un addendum spécial.

Introduction.

These animals have been examined by the most eminent naturalists in this city, who consider that they possess great interest. [Str. Wright, 1856 (56[2]).]

1. Esquisse historique.

En automne 1845, Joh. Müller pêchait à la surface de la mer, à Helgoland, un animal nouveau, qu'il fit bientôt connaître sous le nom d'*Actinotrocha branchiata* (46). Sa description est bornée aux grands traits de l'organisation, mais les figures qui l'accompagnent la rendent suffisante pour caractériser l'espèce. Müller crut se trouver en présence d'un animal adulte, qu'il rapporta, non sans quelque hésitation, à la classe des Turbellariés.

L'année suivante, un élève de Müller, R. Wagener (47) complèta la connaissance de l'Actinotroque, qu'il prit, lui aussi, pour une forme adulte.

En 1854, Gegenbaur (54) rencontra à Messine quelques exemplaires d'une Actinotroque, chez lesquels il observa quelques modifications, bien certainement anormales, telles qu'elles se produisent chez des Actinotroques incomplètement développées, qui lui permirent pourtant de conclure à l'existence d'une métamorphose chez l'Actinotroque, autrement dit, à la nature larvaire de cet animal.

Quatre ans plus tard, Krohn (58) fit de nouvelles observations sur l'Actinotroque de Gegenbaur, également à Messine. Il résulte de sa description qu'il n'a pas assisté à la métamorphose, mais seulement vu son résultat, un animal vermiforme, considéré comme voisin des Echiurides ou des Thalassémacés.

Dans son analyse du travail de Krohn, Leuckart (59) rapporte les observations qu'il a faites lui-même avec Pagenstecher sur la métamorphose d'*A. branchiata*, à Helgoland; et l'on peut conclure de son exposé qu'il a, le premier, assisté à une métamorphose normale, mais a cru se trouver en présence d'un phénomène pathologique.

C'est à A. Schneider (61, 62) que l'on doit la première description complète de la métamorphose, qu'il a admirablement comprise. Il pensa que le ver résultant de cette métamorphose est un *Sipunculus*.

Cependant, la forme adulte de l'Actinotroque était connue depuis plusieurs années. Dès 1856, Str. Wright (56[1], 56[2]) avait décrit successivement, sous les noms de *Phoronis hippocrepia* et *Ph. ovalis*, deux espèces d'un nouvel animal tubicole, dont il donna une description succinte et des figures caractéristiques. Il exprima l'opinion que ces animaux avaient des caractères communs avec les Bryozoaires, les Tuniciers et les Annélides, estimant que c'était parmi ces derniers qu'ils devraient probablement se placer.

Peu après, P. J. van Beneden (58) trouva de son côté une *Phoronis*, et, ignorant encore la découverte de Wright, il lui donna le nom de *Crepina gracilis*, considérée comme Annélide céphalobranche sans soies, dont il publia une description détaillée.

Vers la même époque, Dyster (58) faisait connaître l'anatomie de *Ph. hippocrepia*. Se basant sur des indications fournies par Busk, Dyster attira l'attention sur les analogies que la *Phoronis* possède avec les Annélides céphalobranches et les Bryozoaires.

Dans son Jahresbericht pour 1857, c'est dans le chapître consacré aux Annélides que Leuckart (58) signale la découverte du genre *Phoronis*; mais il montre la ressemblance de ces animaux avec les Siponculides d'une part, et les Bryozoaires, d'autre part.

Dix ans s'écoulent après la découverte de la *Phoronis* adulte, jusqu'à ce que Kowalevsky, dans une note de son mémoire sur le développement des Ascidies simples (66), d'abord, puis dans sa dissertation inaugurale (67), portant sur le genre *Phoronis*, établisse que le Siponcle auquel l'Actinotroque donne naissance n'est autre chose qu'une *Phoronis*, tandis qu'il vérifie que la larve des *Phoronis* est bien une Actinotrocha. Dans cette dissertation, Kowalevsky complète la connaissance de l'adulte et fait connaître les premières observations sur le développement embryonnaire. Il émet l'avis que la *Phoronis* ne se rapproche, ni des Géphyriens, ni des Bryozoaires, et pense à une parenté possible avec les Mollusques.

Quelques années plus tard, Metschnikoff (69, 71) vérifie et étend sur une Actinotroque méditerranéenne, différente d'*A. branchiata*, les faits connus de la métamorphose.

En 1882, les travaux de Metschnikoff (82) et de Caldwell (82) ouvrent l'ère d'une controverse sur la question de l'origine du mésoderme des *Phoronis*. Metschnikoff se prononce en faveur de l'origine mésenchymatique du mésoblaste, le blastocèle subsistant pour donner la cavité du corps. Caldwell, au contraire, ramène le processus à la formation de deux paires de saccules mésoblastiques, représentant des diverticules entérocéliens modifiés. Cet auteur apporte d'ailleurs d'importantes contributions à la connaissance du développement et de l'anatomie, tant de l'adulte que de la larve. Il suggère enfin une nouvelle interprétation de l'organisation des *Phoronis*, lui permettant de rapprocher ce genre à la fois des Bryozoaires et des Brachiopodes, tout particulièrement de ces derniers.

Puis paraissent successivement trois importantes études anatomiques: en 1888, celle de M^c^Intosh (88) portant sur *Ph. Buskii*, l'auteur étant disposé à considérer les *Phoronis* comme des Bryozoaires aberrants; l'année suivante, celle de Benham (89) sur *Ph. australis*, l'auteur défendant la parenté de *Phoronis* avec les Sipunculides; un an plus tard encore, enfin, l'étude fondamentale de Cori (90) basée surtout sur *Ph. psammophila*, qui épuise momentanément le

sujet de l'anatomie et de l'histologie de l'adulte. Cori admet à son tour certaines affinités entre *Phoronis* et les Bryozoaires.

En 1896, Masterman publia plusieurs notes préliminaires (96[1], 96[2], 96[3]), suivies, en 1897, d'un mémoire étendu sur la structure de l'Actinotroque. L'auteur concluait à la parenté des *Phoronis* avec *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, réunissant ces trois genres en un groupe, celui des Diplochordata, ceux-ci étant joints aux Hemichordata (Entéropneustes), de façon à former le sous-embranchement des Archichorda, considéré comme la souche des Chordés.

Par ses conclusions hardies, Masterman a provoqué la publication, en ces dernières années, de nombreux travaux sur les *Phoronis*, et tout spécialement sur la question de leur développement, au nombre desquels il me suffira de citer ceux d'Ikeda (01), de Selys (02, 04), Goodrich (03), Schultz (03[1], 03[2]), Cowles (04[1], 04[2], 06), Shearer (06) et Schepotieff (06).

2. Les noms Phoronis et Actinotrocha.

Le nom d'*Actinotrocha* a été créé en 1846 par Joh. Müller (46) pour désigner la larve des *Phoronis*, larve qu'il prit pour une forme adulte. Müller a voulu rendre, nous dit-il, par ce nom le fait que cet animal possède des tentacules et un cercle ciliaire (Räderorgan). C'est ce que Roule a traduit par: «je tournoie grâce à mes tentacules». Il est vrai que c'était dans un article de vulgarisation[1]). Lorsque, dix ans plus tard, Str. Wright découvrit la forme adulte, il ne pouvait même pas soupçonner que sa larve était déjà connue sous le nom d'*Actinotrocha*, et il donna à l'animal nouveau dont il publiait la première description le nom de *Phoronis*. D'après ce qu'il nous dit lui-même, ce nom est l'un des surnoms d'Isis. C'est un point que je n'ai pas vérifié, mais j'ai lu quelque part que, d'après Plutarque, Isis n'avait pas moins de dix mille noms!

Phoronis étant le nom d'une déesse égyptienne, il semblerait tout naturel de dire la *Phoronis*, ce qui a été fait par certains auteurs. En 1865, nous voyons même de Quatrefages (65), francisant le nom, dire «la Phoronie». Plus récemment, on a dit le *Phoronis*, mais il ne me paraît pas qu'il y ait encore usage établi, et je préfère laisser ce nom au féminin, comme tous les auteurs allemands d'ailleurs, et dire la *Phoronis*.

Nouvellement, Poche (03), se basant sur le fait que l'*Actinotrocha* a été découverte avant la *Phoronis* adulte, soutient que la loi de priorité exige que le nom d'*Actinotrocha* subsiste seul, tant pour l'adulte que pour la larve! Dans une précédente occasion (04, p. 4) je me suis déjà élevé contre cette manière de voir, et j'ai, depuis lors, consulté à ce sujet M. le Professeur R. Blanchard, dont on connaît la compétence spéciale en matière de nomenclature. Il me fait fort justement remarquer que les règles qu'il a fait voter en 1889 et 1892 comportent des exceptions à la loi de priorité en faveur des animaux à métamorphoses.

1) L. Roule. Le *Phoronis* et l'Actinotroque. La Nature n° 1423, 1900.

Il me semble aussi que des formes larvaires aussi différentes de l'adulte que l'Actinotrocha l'est de *Phoronis* méritent de conserver un nom spécial. De plus, il serait absurde de vouloir donner à l'adulte un nom qui a une signification ne s'appliquant qu'à la larve. Mieux vaut certainement laisser à l'adulte son nom de *Phoronis*, qui a au moins le mérite de ne pas être inexact, vu qu'il ne signifie rien!

Jamais personne, je pense, ne s'est plaint de ce que les larves, marines pour la plupart, qui présentent des caractères bien tranchés d'avec l'adulte, aient des noms spéciaux. Il me semble que ces noms spéciaux aux formes larvaires simplifient le langage et le rendent plus clair, plutôt qu'ils ne produisent des confusions. Je crois qu'il n'y aurait rien à gagner à dire, au lieu de la *Phoronis*: l'Actinotrocha adulte, et au lieu de l'Actinotrocha, dans le sens où tout le monde l'a entendu jusqu'à présent: la larve de l'*Actinotrocha*! Pour nous, l'Actinotrocha restera la larve des *Phoronis*.

3. Grands traits de l'organisation.

Caractères extérieurs. — Les *Phoronis* sont des animaux vermiformes très allongés, habitant des tubes membraneux avec lesquels ils n'ont que des rapports de contact. Les tubes sont indépendants les uns des autres, mais, les animaux étant le plus souvent réunis en grand nombre, il arrive que leurs tubes soient juxtaposés et parfois même enchevêtrés, formant une association compacte.

Le tronc, qui représente la plus grande partie du corps, est régulièrement cylindrique; il se termine à l'une de ses extrémités, inférieure, par un renflement en massue, tandis que l'autre, supérieure, porte un lophophore très semblable à celui des Bryozoaires phylactolémates. Ce lophophore est garni de tentacules indivis, dont la disposition la plus simple, définitive ou transitoire suivant les espèces, est celle d'une double rangée, l'ensemble affectant la forme d'un fer à cheval. Le nombre des tentacules varie suivant les espèces et avec l'âge des individus d'une même espèce; le plus souvent, il ne dépasse pas une centaine, mais il peut aussi s'élever jusqu'à un millier.

Les deux branches du fer à cheval lophophoral peuvent subir un enroulement en dedans, auquel participent les deux rangées de tentacules, d'où résulte la formation de deux spirales, au centre de chacune desquelles se retrouve le point de continuité entre la rangée interne et la rangée externe de tentacules. Le lophophore a, dans son ensemble, un caractère de bilatéralité bien marquée, qui s'accuse encore par ce fait que la rangée interne de tentacules est interrompue sur le plan médian; c'est là qu'apparaissent, par paires, les nouveaux tentacules.

Le plan d'insertion des tentacules sur le lophophore n'est pas transversal, mais oblique, de haut en bas et d'arrière en avant, par rapport au grand axe du corps de l'animal, la rangée

externe de tentacules étant considérée comme antérieure, autrement dit, prébuccale. (Il en résulte que, sur une coupe transversale du lophophore, il arrive que l'on rencontre encore les tentacules antérieurs, tandis que l'on se trouve déjà en dessous de la base des tentacules latéraux et des tentacules de la rangée interne.) La bouche s'ouvre largement entre les deux rangées de tentacules. En dessous de l'insertion des tentacules de la rangée interne se trouve un repli membraneux, surplombant la bouche comme une lèvre, et désigné sous le nom d'épistome.

Dans la concavité du lophophore, autrement dit, entre ses deux cornes, se voit une papille médiane, la papille anale, au centre de laquelle débouche l'anus, tandis que, de part et d'autre de celui-ci, les deux néphridies ont leur orifice externe.

Le lophophore a son maximum de largeur au niveau de la base des tentacules; à la façon d'une coupe, il va se rétrécissant jusqu'à son point de continuité avec la portion supérieure du tronc, qui est elle-même la région la plus étroite du corps. L'épaisseur du tronc augmente peu à peu vers le bas, pour se renfler brusquement en ampoule dans la région terminant inférieurement le corps. La longueur et l'épaisseur absolues du tronc, et surtout la longueur et l'épaisseur relatives des deux parties qui le constituent, varient énormément suivant que l'on considère l'animal à l'état d'extension ou de contraction. Disons que c'est la région moyenne du tronc qui est, presque exclusivement, susceptible d'allongement et de raccourcissement, tandis que l'ampoule subit surtout des changements d'épaisseur, provoqués par les variations de longueur de la région moyenne du corps. La longueur totale de l'animal épanoui, varie, suivant les espèces, de 2 à 3 cm. jusqu'à 12 cm. au moins. L'épaisseur, dans la région moyenne du corps, varie, chez les animaux épanouis, entre 0,5 et 1 mm., atteignant exceptionnellement 2 mm. Quant à l'ampoule, elle est toujours d'un diamètre notablement supérieur à celui de la région moyenne du corps, pouvant aller jusqu'au double. A l'état de contraction, l'animal réduit sa longueur de moitié au moins, et parfois des deux tiers; même alors, l'ampoule représente moins de la moitié de la longueur totale du corps.

Le tronc ne porte aucun appendice et ne possède pas d'autres orifices que ceux qui sont réunis sur cette papille située à l'extrémité supérieure, entre les deux cornes du lophophore, savoir l'anus et les deux pores néphridiens.

Avant de passer à l'examen de l'organisation interne, il est nécessaire d'orienter l'animal. Nous avons qualifié d'extrémité supérieure celle qui est caractérisée par la présence du lophophore, et d'extrémité inférieure celle qui est renflée en ampoule. Nous considérerons que la convexité du fer à cheval lophophoral est antérieure; de telle sorte que la bouche, située entre les deux rangées de tentacules, est antérieure par rapport à l'anus, situé dans la concavité du lophophore. Il en résulte que nous pouvons distinguer un plan de symétrie sagittal, partageant le corps en deux moitiés, droite et gauche. C'est à dessein que nous éviterons les termes de dorsal et de ventral, leur emploi étant encore sujet à caution. Cependant, nous qualifierons de transversales les coupes menées perpendiculairement au grand axe

du corps de l'animal; sur toutes les figures, ces coupes seront orientées (les séries étant faites de haut en bas) comme le seraient des coupes morphologiquement frontales: la face antérieure en haut, la postérieure en bas; la droite et la gauche respectivement à droite et à gauche.

Organisation interne. — La paroi du corps se compose:

1) d'un épiderme (cilié sur le lophophore et la région moyenne du tronc, et renfermant des cellules glandulaires de différentes sortes, surtout nombreuses au niveau de l'ampoule);
2) d'une membrane basale, surtout développée dans le lophophore, mais absente dans les tentacules, où elle est remplacée par une couche de soutien spéciale.
3) de deux couches musculaires lisses, l'une externe et circulaire, plus développée dans l'ampoule, l'autre, interne et longitudinale, presque exclusivement développée dans la région moyenne du corps, où elle est représentée par des faisceaux indépendants, penniformes à la coupe transversale;
4) d'un péritoine très mince et mal séparé des couches musculaires.

Le tube digestif, incurvé en U, mais non tordu sur lui-même, descend jusque dans l'ampoule. Il prend son origine dans un œsophage à parois épaisses et ciliées, ayant la forme d'un entonnoir sémi-lunaire, sur le bord supérieur duquel s'insèrent les tentacules, la bouche étant représentée par l'espace béant situé entre la base des deux rangées de tentacules, et fort imparfaitement recouvert par l'épistome. Vers le bas, l'œsophage se continue avec un tube à parois minces, qui a reçu le nom de préestomac, et qui s'étend à travers toute la région moyenne du corps. Puis vient l'estomac, situé dans l'ampoule inférieure; son calibre est relativement considérable; sa paroi est épaisse et ciliée. La branche ascendante du tube digestif, ou intestin proprement dit, part de l'extrémité postérieure de l'estomac, et se rend en ligne droite à l'anus. Son calibre est restreint et sa paroi très mince. Peut-être convient-il d'appliquer à sa partie terminale, logée dans la papille anale, le nom de rectum.

La cavité générale du corps est subdivisée en deux parties par un diaphragme inséré suivant la ligne de continuité du lophophore avec le tronc, séparant complètement la cavité du premier de celle du second. Le diaphragme est traversé par l'œsophage, mais, la papille anale étant en dehors de sa limite d'insertion, ni le rectum, ni les néphridies ne le traversent. La cavité du tronc est, à son tour, subdivisée par des mésentères rattachant les deux branches du tube digestif à la paroi du corps. On distingue tout d'abord un mésentère principal, médian, répondant au plan de symétrie, et réunissant les deux branches de l'anse digestive entre elles, d'une part, tandis qu'il réunit en outre chacune des branches à la paroi du corps. On reconnaît ensuite deux mésentères latéraux, dont les rapports diffèrent en ce sens que le mésentère latéral gauche rattache la branche ascendante du tube digestif à la paroi du corps, tandis que le mésentère droit s'insère à la branche descendante. Enfin, chez quelques espèces, il existe en outre des mésentères accessoires, dont les rapports sont variables.

La cavité du tronc se trouve ainsi subdivisée en quatre compartiments, communiquant d'ailleurs les uns avec les autres vers le haut et vers le bas, ainsi que par des orifices irré-

guliers que les mésentères peuvent présenter; il y a deux chambres antérieures ou orales, droite et gauche, et deux chambres postérieures ou anales, droite et gauche.

Le nombre des faisceaux musculaires correspondant à chacune de ces chambres est, avec quelques variations, constant chez une même espèce, et variable d'une espèce à l'autre.

Les néphridies, dont nous avons déjà reconnu les pores externes, de part et d'autre de l'anus, sont au nombre d'une seule paire. Elles sont représentées chacune par un gros canal épithélial, plus ou moins incurvé, s'ouvrant par un large entonnoir cilié à la face inférieure du diaphragme, et présentant en outre des rapports variables avec les mésentères latéraux. A l'entonnoir fait suite une petite branche descendante, puis une branche ascendante qui débouche à l'extérieur.

Le système circulatoire, entièrement clos, est peut-être la particularité de structure la plus intéressante des *Phoronis*. Il se compose en premier lieu de deux vaisseaux longitudinaux, parcourant toute la région moyenne du corps. L'un des vaisseaux, médio-dorsal par rapport à la branche descendante du tube digestif, est ascendant ou afférent (aux tentacules), tandis que l'autre, situé dans la chambre orale gauche, est descendant ou efférent.

A leur extrémité inférieure, les deux vaisseaux communiquent par un sinus péri-stomacal, duquel partent de nombreux capillaires en cœcum, proéminant librement dans la cavité du corps.

Il convient de distinguer en second lieu un système sanguin lophophoral, composé du vaisseau lophophoral en fer à cheval, suivant la base des tentacules, et entièrement subdivisé en deux espaces juxtaposés, afférent et efférent. Les vaisseaux tentaculaires communiquent à leur base avec les deux espaces du vaisseau lophophoral. Ces deux espaces sont d'autre part en rapport, l'afférent, avec le vaisseau médian, bifurqué en T, et l'efférent avec le vaisseau latéral, bifurqué en Y.

Le sang se compose d'un plasma incolore, tenant en suspension des globules nucléés, chargés d'hémoglobine.

Le système nerveux, très rudimentaire, est entièrement épidermique. Il se compose essentiellement d'un collier périœsophagien, suivant la ligne d'insertion du diaphragme, ce collier présentant en arrière de la bouche, et en avant de l'anus, qui est situé en dehors de lui, un renflement peu étendu, constituant le ganglion central. Du collier part, au voisinage du ganglion, un nerf latéral, qui se prolonge jusqu'à l'ampoule inférieure. Ce nerf suit l'insertion du mésentère latéral et n'existe généralement que du côté gauche. Chez une espèce au moins il est également représenté, mais par un rudiment seulement, du côté droit. Il peut aussi arriver que, chez une espèce ne possédant habituellement que le nerf gauche, on observe exceptionnellement deux nerfs, droit et gauche, également bien développés. Ces observations suffisent assurément pour autoriser l'opinion que le nerf latéral est morphologiquement double.

Le côté gauche du corps est d'ailleurs, dans son ensemble, plus développé que le côté droit: la musculature longitudinale y est plus puissante et, de même que c'est à gauche seule-

ment que se trouve le nerf latéral, c'est de ce côté aussi qu'est situé le vaisseau efférent. Il y a donc une asymétrie très prononcée, existant dans toute la région moyenne du corps.

Les *Phoronis* sont hermaphrodites ou dioïques. Les produits génitaux se développent aux dépens de l'épithélium péritonéal, sur les capillaires en cœcum siégeant dans l'ampoule. Arrivés à maturité, les œufs et les spermatozoïdes tombent dans la cavité générale du corps, et sont expulsés par les néphridies.

Le développement, dont les premiers stades s'effectuent dans la concavité du lophophore de l'adulte, conduit à la formation d'une forme larvaire remarquable, connue sous le nom d'Actinotrocha, généralement considérée comme une Trochophore modifiée. Le corps de l'adulte, ou «métasome» se développe chez la larve, sous la forme d'un tube invaginé en son intérieur, et s'ouvrant à la face ventrale.

La métamorphose consiste essentiellement en l'évagination du métasome, dans lequel pénètre le tube digestif, et en la perte d'une grande partie du corps larvaire.

4. Ethologie.

Toutes les *Phoronis* sont marines, tubicoles et sédentaires. Certaines espèces sont littorales et directement accessibles à marée basse, tandis que d'autres habitent des profondeurs variant de quelques mètres jusqu'à une cinquantaine de mètres. Jusqu'à présent, on n'en a pas dragué dans de plus grandes profondeurs.

La plupart des espèces habitent des tubes isolés, entièrement enfoncés dans des fonds meubles, plutôt vaseux que sablonneux, les tubes étant rectilignes quand le fond se compose de particules ténues, plus ou moins irréguliers et sinueux quand le fond renferme une certaine abondance de gravier ou de coquilles.

Que les larves choisissent ou non un fond convenable pour leur établissement définitif, toujours est-il que, aussitôt la métamorphose effectuée, le jeune ver s'enfonce verticalement dans la vase, contournant les obstacles qu'il ne peut écarter, l'extrémité inférieure, renflée en ampoule, jouant un rôle particulièrement actif dans cette opération. C'est elle aussi, principalement, qui, au fur et à mesure que le trou se creuse, tapisse sa paroi d'une secrétion agglutinante, produisant peu à peu un tube d'apparence chitineuse, formé de couches concentriques. L'animal s'enfonce jusqu'à ce que son trou — ou son tube, qui n'en est que l'expression extérieure — ait atteint une longueur correspondant à celle qu'il possède lui-même quand il est à l'état d'extension. De cette façon, l'extrémité supérieure de l'animal épanoui ne dépasse que légèrement le fond. Quand l'animal se contracte, ce qu'il fait très brusquement et à la moindre agitation de l'eau, il disparaît dans la profondeur de son tube, quelques particules du fond s'effondrent dans l'extrémité supérieure de l'orifice, et plus rien ne trahit sa présence. Après un temps assez long, la *Phoronis* s'épanouit de nouveau, très lentement.

Les tubes des *Phoronis* limicoles, tels que les ramène la drague, sont incrustés, à la surface, de grains de sable ou de petits cailloux, de coquilles ou d'autres détritus, variant avec la nature du fond, et disposés sans ordre aucun, suivant ce que le hasard aura mis en contact avec le tube que l'animal sécrète à mesure qu'il s'enfonce.

Certaines espèces de *Phoronis* sont perforantes. *Ph. hippocrepia* se creuse des trous dans des pierres calcaires plus ou moins dures (craie, grès portlandien, etc.), ces trous étant tapissés en leur intérieur par le tube chitineux, faisant légèrement saillie à la surface. Il n'est pas douteux que ces trous sont creusés par les *Phoronis* elles-mêmes, par un processus qui ne peut être que celui d'une dissolution chimique, opérée par une sécrétion de l'animal.

Une forme de Naples, généralement connue sous le nom de *Ph. Kowalevskyi*, produit des colonies incrustantes, composées d'un très grand nombre d'individus associés, leurs tubes chitineux, auxquels n'adhèrent que des détritus organiques, étant enchevêtrés les uns dans les autres, de façon à former une masse compacte.

Enfin, on connaît une espèce, *Ph. australis*, qui vit par groupes de 20 à 30 individus, commensaux d'un Cérianthe, les tubes des *Phoronis* étant enfoncés verticalement dans la paroi du tube du Cérianthe, de telle façon que les *Phoronis* forment une couronne autour de leur hôte.

Les mouvements des *Phoronis* sont à peu près bornés à la contraction brusque qui se produit quand l'animal est inquiété, et à l'épanouissement lent qui lui succède. Cependant, quand l'extrémité supérieure émerge du tube, on constate qu'elle peut s'infléchir lentement de côté et d'autre, de telle sorte que le lophophore regarde successivement dans différentes directions. Les tentacules peuvent aussi s'ouvrir plus ou moins largement en éventail et exécuter des mouvements d'incurvation individuels. Mais la partie de beaucoup la plus mobile est l'épistome, cet organe changeant continuellement de forme et de volume quand l'animal est épanoui.

La préhension des aliments est effectuée par les mouvements ciliaires des tentacules, provoquant un tourbillon dont la bouche est le centre. Ce tourbillon est suffisamment fort pour faire tourner sur elles-mêmes des têtes détachées du tronc. La déglutition, dans laquelle les contractions de l'œsophage, également cilié, doivent jouer le plus grand rôle, est probablement aidée par les mouvements de l'épistome. La nourriture consiste en organismes microscopiques, notamment en Diatomées, dont on trouve souvent les carapaces dans l'estomac.

Quand l'animal est parfaitement épanoui, il est facile de s'assurer qu'il existe une circulation sanguine régulière, comportant une quinzaine de pulsations à la minute. Le sang monte, chassé par des contractions péristaltiques successives, par le vaisseau médian ou afférent jusque dans le vaisseau circulaire du lophophore. Là, une nouvelle contraction de ce dernier vaisseau le fait monter dans les vaisseaux tentaculaires, où il séjourne un instant, pour rentrer ensuite dans le vaisseau circulaire et redescendre par le vaisseau latéral ou efférent jusqu'à l'estomac. Le sang n'a plus, alors, qu'à traverser le sinus péristomacal pour s'accumuler dans la partie initiale du vaisseau médian, d'où une nouvelle poussée le chassera vers les tentacules.

Autotomie. Placées en aquarium, les *Phoronis* perdent fréquemment leur lophophore, et en régénèrent un nouveau en très peu de temps. Mais il faut remarquer que, parmi les individus fraîchement dragués, il s'en trouve généralement une forte proportion dont le lophophore est en voie de régénération; d'où résulte que la perte du lophophore, qu'elle soit spontanée ou bien due à un ennemi, se produit aussi dans les conditions normales d'existence.

Les *Phoronis* adultes peuvent être tenues très longtemps en aquarium, auquel cas une partie des individus quittent spontanément leur tube, toujours par l'extrémité inférieure. Si l'on place des animaux ainsi dépouillés sur du sable, ils ne tardent pas à s'y enfoncer, l'extrémité en ampoule la première, jusqu'à ce qu'ils y aient entièrement disparu. On constatera bientôt qu'ils se sont construit un nouveau tube, et que leur tête seule émerge quand ils sont épanouis.

5. Distribution géographique.

Les *Phoronis* sont cosmopolites, mais les endroits où les adultes ont été trouvés sont relativement peu nombreux.

Europe. A. Adultes. Si je m'en rapporte à une énumération donnée par Garstang (91), la première espèce décrite, *Ph. hippocrepia* Str. Wright, a été observée sur les points suivants des côtes anglaises: Ilfracombe, Tenby, Sheerness, Millport, Falmouth et Plymouth. A ces localités on peut ajouter, pour la même espèce, deux points de la côte française: Wimereux [Giard (78[1])] et Tatihou [Hartlaub (04)].

Wright a également décrit, sous le nom de *Ph. ovalis*, une espèce trouvée près d'Inchkeith (Firth of Forth).

C'est à Ostende que P. J. van Beneden (58) a trouvé sa *Ph. gracilis*, mais la provenance exacte de la coquille d'huître qui hébergeait cette forme n'est pas indiquée. Toujours est-il que je l'ai nouvellement (03) retrouvée à Helgoland, de sorte qu'on peut la considérer comme existant en différents points de la Mer du Nord.

A Helgoland également se trouve une espèce connue depuis peu (quoique sa larve, *Actinotrocha branchiata*, soit très répandue) et que j'ai (03) récemment décrite sous le nom de *Ph. Mülleri*.

Si nous passons à la Méditerranée, nous trouvons tout d'abord une espèce connue depuis quarante ans dans le port de Naples, et dont la première mention a été faite par Kowalevsky (67). Elle est le plus souvent désignée sous le nom de *Ph. Kowalevskyi*, mais je suis disposé à n'y voir qu'une variété locale de *Ph. hippocrepia*.

Hatschek a découvert dans le petit Pantano, à Faro, près de Messine, une *Phoronis* à laquelle Cori (89[1], 90) a donné le nom de *Ph. psammophila*. Cette espèce se trouve maintenant, mais depuis peu d'années seulement, dans la baie de Naples, où elle est très abondante. Enfin, Roule (89) a décrit, sous le nom de *Ph. Sabatieri*, une *Phoronis* qui habite en quantités

immenses l'Etang de Thau, près de Cette. Je puis ajouter que j'ai moi-même, en 1904, trouvé dans le lac Lucrino, près de Naples, une *Phoronis* que je rapporte à *Ph. Sabatieri*.

Pour en finir avec l'Europe, je signalerai la *Phoronis* de Sébastopol, dont E. Schultz (97) a étudié le développement embryonnaire, et que je crois inédite. Je propose pour elle le nom de *Ph. euxinicola*.

B. Larves. La première espèce découverte, *Actinotrocha branchiata* J. Müller est très répandue. Elle est particulièrement abondante dans la Mer du Nord, et spécialement à Helgoland. En 1903, mon ami D. Damas en a trouvé une grande quantité à Bergen. Elle est connue aussi dans la Mer d'Irlande (Firth of Clyde), sur la côte occidentale de l'Irlande, à Valencia; dans la Manche, à Plymouth; dans la Baltique, à Kiel. Enfin, elle a été trouvée aussi dans la Méditerranée, à Naples, Trieste et Rovigno. Je cite seulement les endroits d'où j'ai pu examiner moi-même des exemplaires, mais il est clair que cette larve peut se trouver en bien d'autres points des côtes européennes.

Des Actinotroques, dont l'espèce n'a pas été déterminée avec précision, mais qui, dans certains cas tout au moins, se rapportent probablement à *A. branchiata* ont été observées à Cromarty Forth, Arran, Portobello et dans le Firth of Forth.

A. Schneider (62) a fait connaître, sous le nom d'*A. pallida*, une petite espèce très abondante à Helgoland. Je l'y ai moi-même retrouvée (03) en 1902 et l'ai également observée à Wimereux.

A St. Vaast-la-Houghe, Claparède (63) a signalé l'existence de très jeunes Actinotroques.

Dans la Méditerranée. Il y a lieu de rappeler tout d'abord l'existence d'*A. branchiata*, déjà reconnue par J. Müller lui-même (54). Nous signalerons ensuite la larve observée à Messine par Gegenbaur (54) et par Krohn (58); puis, *A. ornata*, trouvée par Leuckart (67) à Nice. Nous en arrivons à une espèce que Metschnikoff (71) a trouvée à Odessa, Trieste, Naples, Messine et Spezia. Il faut citer maintenant une espèce extrêmement abondante dans l'Etang de Thau, à Cette, et qui est certainement la larve de *Ph. Sabatieri*; aussi la désignerons nous sous le nom d'*A. Sabatieri*. Cette larve, je l'ai retrouvée dans le lac de Fusaro, où l'existence de l'Actinotroque avait été signalée par Carazzi (00), ainsi que dans le Lac Lucrino, l'un et l'autre près de Naples. J'en ai aussi obtenu des exemplaires venant du petit Pantano, près de Messine, de sorte qu'il est probable que cette larve, ainsi que la forme adulte, est répandue dans un grand nombre des étangs salés des côtes méditerranéennes.

Cette *A. Sabatieri* se trouve au printemps, de mars à mai. C'est de ce dernier mois que sont les exemplaires que j'ai reçus de Faro. Mais en été, le même Pantano donne en abondance une autre espèce, à laquelle se rapporte, je pense, la fig. 301 de Hatschek (91) et qui représente probablement la larve de *Ph. psammophila*.

Nous verrons ci après qu'il y a encore d'autres Actinotroques méditerranéennes.

Amérique. Deux *Phoronis* adultes seulement y sont connues, l'une et l'autre des côtes des Etats-Unis; la première, *Ph. architecta* Andrews, se trouve à Beaufort, N. C., la seconde, *Ph. pacifica* Torrey, a été observée à Humboldt Bay et Puget Sound.

D'après KOWALEVSKY (67, p. 1), FRITZ MÜLLER (Arch. Naturgesch. 1863) aurait rencontré des *Phoronis* sur les côtes du Brésil, mais je n'ai pu trouver dans aucun des travaux de FR. MÜLLER la moindre allusion aux *Phoronis*, de sorte que je suppose que KOWALEVSKY doit avoir fait erreur.

Quant aux larves, WILSON (81) a fait connaître deux espèces, A et B, dans la baie de la Chesapeake, et SPAULDING (06) une autre des côtes de Californie.

Je puis ajouter que la »Plankton Expedition« de HENSEN a recueilli, sur la côte brésilienne, un exemplaire jeune d'une Actinotroque, dont j'ai donné autrefois une figure (02, Pl. 24, fig. 33) en indiquant par erreur qu'elle provenait de la côte d'Afrique.

Australie. HASWELL a fait connaître successivement deux espèces, l'une et l'autre à Port Jackson (Sydney), et a décrit la première sous le nom de *Ph. australis*, tandis qu'il rapporte l'autre à *Ph. psammophila* Cori, identification qui me paraît mériter confirmation. HASWELL a également trouvé deux espèces d'Actinotroques à Port Jackson.

Asie. Des *Phoronis* adultes ont été trouvées: aux Philippines (*Ph. Buskii* McIntosh); au Japon (*Ph. Ijimai* Oka et *Ph. australis* Haswell); enfin, si je m'en rapporte à une communication de M. MASTERMAN, une espèce probablement inédite a été recueillie aux Maldives.

En ce qui concerne les larves, IKEDA (01) en a trouvé quatre espèces au Japon, à Misaki; MENON (02) trois espèces à Madras, et GOODRICH (03) une espèce à Trincomalee (Ceylan).

Afrique. Je ne puis signaler que l'existence d'une *Phoronis* trouvée à Zanzibar, dont j'ai également été informé par M. MASTERMAN, entre les mains duquel elle se trouve, ainsi que celle des Maldives. Nouvellement, plusieurs larves ont été pêchées aux Seychelles par ST. GARDINER.

6. Note sur les espèces méditerranéennes.

A. Larves.

1. **A. branchiata** Joh. Müller. Cette espèce, découverte par JOH. MÜLLER à Helgoland, en 1845 (46), a été retrouvée par lui en 1854 (54), dans la Méditerranée et l'Adriatique. METSCHNIKOFF (71, p. 247) l'a également rencontrée à Spezia.

J'ai pu vérifier par moi-même qu'elle se rencontre aussi à Naples, mais, à ce qu'il semble, d'une façon absolument irrégulière. Un exemplaire de cette Actinotroque a été trouvé dans l'Auftrieb de la Baie de Naples, par Mr le Dr Lo BIANCO, fin novembre 1902; puis, j'en ai trouvé un en janvier 1903 (fig. 25, Pl. 11). En 1904 et 1905, pas un seul exemplaire d'*A. branchiata* n'a pu être trouvé à Naples. Par contre, en mars-avril 1906, nous en avons, à plusieurs, trouvé 8 exemplaires. D'autre part, j'en ai reçu un grand nombre de Trieste (fig. 27, Pl. 11) et de Rovigno, dûs respectivement à la grande obligeance de MM. CORI et WOLTERECK.

Soit dit en passant que la *Phoronis* adulte à laquelle cette larve donne naissance, et

que j'ai fait connaître sous le nom de *Ph. Mülleri* (03), n'a pas été trouvée, jusqu'à présent, dans la Méditerranée.

2. **A. Gegenbauri.** Je désigne sous ce nom provisoire l'Actinotroque trouvée en 1854 par GEGENBAUR (54) à Messine, et reconnue par lui comme différente d'*A. branchiata*. Le stade le plus avancé que GEGENBAUR ait eu de cette larve possédait déjà 24 tentacules, bien que l'ébauche métasomique fut encore absente [?]. KROHN (58) a retrouvé la même espèce à Messine: lui aussi la considère comme différente d'*A. branchiata*. Les individus complètement développés mesurent 2,5 mm.

3. **A. ornata** Leuckart (67). Espèce trouvée à Nice (en mars seulement), que l'auteur considère comme différente d'*A. branchiata* [qu'il connaît pour l'avoir observée à Helgoland (59)]. Il ne croit pas qu'elle puisse être la larve de la *Phoronis* de Naples (*Ph. hippocrepia* var. *Kowalevskyi*), celle-ci, dit-il, n'ayant pas d'œufs de septembre à mai. D'autre part, la pigmentation distingue *A. ornata* d'*A. Gegenbauri*, non pigmentée.

4. **A. Metschnikoffi.** [Ce nom a été proposé par ROULE (00^2, p. 214) pour «l'Actinotroque méditerranéenne en général», cet auteur pensant que «les différences larvaires sont indépendantes des ressemblances ou des dissemblances des générateurs» (p. 215). Il n'y aurait, dans la Méditerranée, qu'un seul type d'Actinotroque, commun aux différentes espèces adultes. L'énumération que je donne ici montre suffisamment combien cette manière de voir est, à mon sens, peu fondée.] J'applique ce nom à une Actinotroque dont plusieurs exemplaires m'ont été envoyés de Sébastopol par Mr le Prof. SALENSKY, et que je crois pouvoir rapporter à l'espèce que METSCHNIKOFF (69, 71) a rencontrée à Odessa, Trieste, Messine, Naples et surtout Spezia. METSCHNIKOFF a reconnu que l'espèce qu'il a étudiée est différente d'*A. branchiata*, et qu'elle n'est pas la larve de la *Phoronis* de Naples (*Ph. hippocrepia* var. *Kowalevskyi*). Les individus complètement développés ont 16 tentacules (fig. 16 et 17, Pl. 11).

5. **A. Hatscheki.** Je désigne sous ce nom la larve qui a été trouvée par HATSCHEK dans le petit Pantano de Faro (Messine), et qui appartient probablement à *Ph. psammophila*. D'après GOODRICH (03) qui, tout comme HATSCHEK, a trouvé cette larve en été, les individus complètement développés ont 14 tentacules (fig. 13 et 14, Pl. 11).

6. **A. Sabatieri.** Ce nom s'applique tout naturellement à la larve de *Ph. Sabatieri*, excessivement abondante dans l'Etang de Thau, à Cette. Les Actinotroques signalées par CARAZZI (00), dans le Lac de Fusaro, près de Naples, appartiennent à cette espèce. Je les y ai moi-même facilement retrouvées au printemps; elles se trouvent aussi, en abondance, dans le Lac Lucrino. Enfin, c'est à la même espèce qu'appartiennent de nombreux exemplaires d'une Actinotroque qui m'ont été rapportés du petit Pantano de Faro (Messine) par Mr le Dr LO BIANCO, qui les y a pêchés au mois de mai 1903. Le petit Pantano en question renferme donc deux espèces larvaires, ce qui vient d'être nouvellement mentionné par SHEARER (06, p. 510). Seulement, tandis que c'est avec raison, selon moi, qu'il rapporte l'une de ces larves (mon *A. Hatscheki*) à *Ph. psammophila*, je crois que c'est à tort qu'il voit dans l'autre la larve de *Ph. Kowalevskyi;* cette seconde larve n'est autre qu'*A. Sabatieri*, la même que dans

les lacs de Lucrino et de Fusaro et l'Etang de Thau. Il est très probable que cette larve se trouve en outre dans bien d'autres endroits analogues de la Méditerranée.

A. Sabatieri complètement développée, elle mesure alors 0,8 mm., ne porte jamais plus de 12 tentacules larvaires (fig. 7 et 8, Pl. 11).

7. **A. Ashworthi.** J'applique ce nom à une larve dont deux exemplaires ont été trouvés le 25 mai 1900, par Mr J. H. Ashworth, dans le Plankton de la Baie de Naples. Le plus avancé des deux porte une vingtaine de tentacules, ce qui le différencie des espèces jusqu'ici énumérées (fig. 29, Pl. 11).

8. **A. dubia.** Je désigne par là une Actinotroque dont un exemplaire, malheureusement fort contracté, a été trouvé dans le Plankton de la Baie de Naples, le 12 juillet 1903. La fig. 30, Pl. 11, représente cet individu unique, dont je ne puis pas dire grand chose, si ce n'est qu'il me paraît appartenir à une espèce différente de toutes celles qui précèdent. Par sa grande taille et le nombre élevé de ses tentacules, c'est d'*A. branchiata* qu'il se rapprocherait le plus, mais il s'en distingue pourtant, quand ce ne serait que par le diamètre beaucoup plus considérable de son anneau ciliaire périanal. Il se peut que cet exemplaire se rapporte à *A. Gegenbauri*, dont aucune figure n'a été publiée, ou à *A. ornata*, qui est dans le même cas, mais c'est là une simple possibilité.

9. **A. Olgae.** Ce nom se rapporte à une Actinotroque dont un exemplaire a été trouvé, à Naples, par ma femme, le 6 avril 1906. Cette larve (fig. 26, Pl. 11) n'est pas sans ressemblances avec *A. branchiata* (fig. 25, Pl. 11), mais s'en distingue pourtant, ainsi que je l'exposerai plus longuement dans la partie systématique.

* * *

Je dois faire remarquer que, si j'ai énuméré neuf espèces d'Actinotroques méditerranéennes, je suis parfaitement conscient que le nombre des espèces réellement différentes est peut-être moindre, une même espèce pouvant être signalée sous des noms différents. Mais il me paraît très probable que le nombre des Actinotroques méditerranéennes doit être d'une demi-douzaine au moins, alors que, comme on va le voir, on ne connaît encore que trois ou quatre adultes dans les mêmes parages.

B. Adultes.

1. **Ph. Kowalevskyi.** Il s'agit ici d'une forme qui, jusqu'à présent, n'a jamais été trouvée que dans le port de Naples, où elle est connue depuis quarante ans. Très souvent elle a été appelée simplement «la *Phoronis* de Naples».

Kowalevsky (67) ne l'a pas distinguée de *Ph. hippocrepia*, pas plus que Foettinger (82); mais elle est généralement désignée sous le nom de *Ph. Kowalevskyi*, introduit par Benham (89), au moment même où Cori (89[1]) proposait pour elle le nom de *Ph. caespitosa*, qu'il a ensuite (90) retiré.

Je ne sais si les auteurs qui ont considéré la *Phoronis* du port de Naples comme spécifiquement différente de *Ph. hippocrepia* ont eu l'occasion d'examiner comparativement l'une et

l'autre. Toujours est-il que j'ai eu l'avantage de voir vivantes l'une et l'autre forme, *Ph. hippocrepia* à Wimereux et *Ph. Kowalevskyi* à Naples, et de les étudier comparativement, tant sous le rapport de leur anatomie que de leur développement embryonnaire. Le résultat auquel je suis arrivé, c'est que, tant au point de vue anatomique qu'au point de vue ontogénique, les deux formes ne présentent aucune différence. Une seule chose les distingue: c'est que *Ph. hippocrepia* produit des colonies perforantes (craie, grès calcareux, etc.), tandis que *Ph. Kowalevskyi* vit en colonies incrustantes; différence qui n'autorise certainement pas à considérer *Ph. Kowalevskyi* comme autre chose qu'une variété éthologique ou une forme locale de *Ph. hippocrepia*.

Fait digne d'être noté, et qui vient à l'appui de l'idée que *Ph. Kowalevskyi* n'est qu'une variété de *Ph. hippocrepia*: la forme perforante, *Ph. hippocrepia*, se trouve, à Wimereux, associée à *Polydora ciliata*, perforante elle aussi; tandis qu'à Naples, la forme incrustante, *Ph. Kowalevskyi*, se trouve en compagnie de *Polydora ciliata*, non perforante; simplement parce que la *Phoronis* et la *Polydora* ne trouvent pas, dans le port de Naples, un substratum perforable.

En ce qui concerne la forme larvaire de *Ph. hippocrepia* et de *Ph. Kowalevskyi*, seuls les jeunes stades, quittant le lophophore du géniteur munis de quatre tentacules (fig. 18, Pl. 11), sont bien connus. Mais l'Actinotroque à laquelle ces larves donnent naissance n'est pas connue, ou, du moins, elle n'a pas été reconnue comme appartenant à cette espèce. Ce fait a même porté Kowalevsky (67) à supposer que la larve de sa *Phoronis* n'atteindrait pas le stade Actinotrocha, mais cette circonstance que des larves élevées en captivité [tant de la forme *Kowalevskyi*, par Mr le Prof. Spengel, à Naples (fig. 20, Pl. 11), que de la forme *hippocrepia*, par Mr W. F. Lanchester, à Plymouth (fig. 19, Pl. 11)], ont atteint un stade caractérisé par 6 ou 8 tentacules, stade auquel l'ébauche métasomique était déjà nettement invaginée, cette circonstance permet, à elle seule, de conclure que le développement de *Ph. hippocrepia-Kowalevskyi* comporte une métamorphose semblable à celle qui se rencontre chez toutes les espèces connues.

Différentes raisons, dans le détail desquelles il serait trop long d'entrer, me font considérer que, de toutes les espèces larvaires non identifiées que j'ai énumérées ci-dessus, c'est *A. Ashworthi* qui pourrait le mieux appartenir à *Ph. Kowalevskyi*, mais il n'y a là qu'une hypothèse.

2. **Ph. psammophila.** Espèce découverte par Hatschek, dans le petit Pantano de Faro, près Messine, et décrite par Cori (89[1], 90). Jusqu'en ces dernières années elle était inconnue à Naples, et il y a tout lieu de croire, d'après ce que me dit Mr le Dr Lo Bianco, qu'elle n'y existait pas (?). Depuis quatre ou cinq ans, on la trouve constamment, en grande quantité, en un endroit sans cesse exploré, devant la Station zoologique, à une encablure à peine du rivage, par un fond de quelques mètres.

J'ai dit plus haut que, selon toute vraisemblance, *A. Hatscheki*, l'Actinotroque d'été du petit Pantano de Faro, appartient à *Ph. psammophila*. Chose curieuse, il ne semble pourtant pas que cette Actinotroque ait été jusqu'à présent rencontrée à Naples.

3. **Ph. Sabatieri.** Espèce trouvée dans l'Etang de Thau, près de Cette, et publiée — je ne dis pas décrite — par ROULE (89), au moment précis où CORI (89[1]) faisait connaître *Ph. psammophila*, si voisine, que ROULE lui-même (00[2], p. 215) a mis en doute qu'elles fussent distinctes. On verra, dans la partie systématique, que la ressemblance entre ces deux *Phoronis* est effectivement très grande, à tel point que je les y ai traitées simultanément. Si l'on en excepte des différences relatives à la taille des deux espèces, différences de fort peu de poids pour la détermination d'un exemplaire isolé, je n'ai trouvé entre elles, en fait de différence anatomique un peu accentuée, que le nombre des faisceaux musculaires longitudinaux, plus élevé chez *Ph. psammophila* que chez *Ph. Sabatieri*, mais c'est là un caractère distinctif bien peu pratique, je ne me le dissimule pas.

La présence de la larve de *Ph. Sabatieri* dans les lacs de Lucrino et de Fusaro m'a naturellement porté à chercher les adultes en ces endroits, et j'ai été assez heureux pour les trouver à Lucrino. On verra, dans la partie systématique, que c'est bien à *Ph. Sabatieri* que je crois pouvoir rapporter, malgré leur taille moindre, les *Phoronis* de Lucrino.

D'autre part, *A. Sabatieri* se trouve dans le petit Pantano de Faro, près Messine, conjointement à *A. Hatscheki*, de sorte que l'adulte, *Ph. Sabatieri*, doit aussi se trouver dans ce Pantano.

Jusqu'ici, *Ph. Sabatieri*, ou sa larve, n'est connue que dans les Etangs salés de Thau (Cette), Fusaro et Lucrino (Naples) et Faro (Messine). Peut-être cette espèce ne représente-t-elle qu'une variété de *Ph. psammophila*.

4. **Ph. euxinicola n. sp.** C'est le nom que je propose pour l'espèce de Sébastopol, dont E. SCHULTZ (97) a étudié le développement embryonnaire. Peut-être est-ce à cette forme que se rapporte l'espèce larvaire, également rencontrée à Sébastopol, que j'ai désignée sous le nom d'*A. Metschnikoffi* (voir partie systématique).

* * *

L'énumération que j'ai donnée des espèces méditerranéennes, tant larvaires qu'adultes, permettra de se convaincre du fait qu'il reste certainement plusieurs espèces de *Phoronis* à découvrir dans la Méditerranée. On peut espérer y trouver un jour *Ph. Mülleri*, l'adulte d'*A. branchiata*, et au moins une ou deux autres espèces tout à fait inconnues encore.

Partie descriptive.

I. Anatomie spéciale de l'adulte.

1. Tube.

Toutes les *Phoronis* vivent dans des tubes, dont elles sont d'ailleurs entièrement libres, ces tubes n'étant autre chose que le produit, solidifié, d'une sécrétion de la surface du corps. Ces tubes sont fixés; soit qu'ils se trouvent enfoncés dans un sable plus ou moins grossier et plus ou moins vaseux, comme c'est le cas pour la majorité des espèces: *Ph. Buskii*, *Ph. pacifica*, *Ph. architecta*, *Ph. psammophila*. *Ph. Sabatieri* et *Ph. Mülleri*; ou bien, l'espèce étant perforante, dans des pierres (calcaires), *Ph. hippocrepia*, *Ph. euxinicola*, ou des coquilles d'huîtres, *Ph. gracilis*; soit que, l'espèce étant incrustante, de nombreux tubes enchevêtrés forment un feutrage recouvrant un support: *Ph. Kowalevskyi*. *Ph. Ijimai* et *Ph. sp.?* [espèce signalée par Haswell (93) à Port Jackson, et rapportée par lui, probablement à tort, à *Ph. psammophila*]; soit que, enfin, l'espèce vivant en commensale d'un Cérianthe, le tube de la *Phoronis* se trouve compris dans l'épaisseur du tube du Cérianthe: *Ph. australis*.

La sécrétion constitutive du tube des *Phoronis* est très agglutinante; aussi la surface extérieure du tube des espèces vivant dans des fonds meubles est-elle incrustée d'une quantité de particules solides, dont la nature varie avec la nature même du fond. Ce sont, pour la majorité, des grains de sable de diverses grosseurs, même des grains de gravier, mais aussi des coquilles ou des débris de coquilles, des spicules d'Oursins, des détritus organiques, etc., etc. Toutes ces particules solides sont disposées sans aucun ordre, et sans qu'aucun choix ait été fait, ou ait même pu être fait, par l'animal, ainsi que nous le verrons plus loin.

Chez les espèces perforantes, le tube est presque entièrement logé à l'intérieur de la pierre ou de la coquille hébergeant l'animal. Un tout petit bout de tube émerge seul et se trouve généralement recouvert de sable ou de vase.

Quant aux espèces incrustantes, leurs tubes enchevêtrés sont pour la plus grande partie directement en contact les uns avec les autres; la surface de la colonie est recouverte principalement de débris organiques, au nombre desquels les excréments des animaux eux-mêmes tiennent une grande place.

Les tubes des espèces incrustantes sont, par le fait même de leur enchevêtrement, fortement et irrégulièrement contournés. Ceux des espèces perforantes sont également sinueux. Quant aux tubes des espèces habitant des fonds meubles, ils sont droits quand ce fond ne renferme que peu ou point de particules volumineuses; ils sont au contraire plus ou moins incurvés quand le fond renferme une abondance de gravier ou de coquilles. Ainsi, *Ph. psammophila* se trouve, à Naples, dans des tubes droits, incrustés de sable fin, tandis que la même espèce, dans le petit Pantano près de Messine, habite des tubes irrégulièrement sinueux, recouverts d'un gravier assez grossier.

Les dimensions des tubes varient considérablement d'une espèce à l'autre et, plus encore, chez une même espèce, suivant l'état de développement de l'animal qui l'habite. La longueur du tube est égale à la longueur de l'animal épanoui, tandis que le diamètre interne du tube, plus considérable d'ailleurs à son extrémité inférieure qu'à son extrémité supérieure, est égal à la grosseur de l'animal contracté. Une dizaine de centimètres de long et deux millimètres de large constituent les dimensions maxima qui aient été observées jusqu'à présent, mais des dimensions moitié moindre sont beaucoup plus fréquentes.

En ce qui concerne la nature du tube, sa consistance a été qualifiée de membraneuse ou de chitineuse; la première expression me paraît la plus correcte. Le tube est rigide et très résistant, translucide quand il est débarrassé des corps étrangers qui le recouvrent. Son aspect rappelle le parchemin. Quant à la structure intime du tube, Kowalevsky (67, Fig. 8, Pl. I) et M^c^Intosh (88, p. 5), ont déjà reconnu qu'il est formé de couches concentriques. D'après Cori (90, p. 505), le tube montre «eine feine, sich kreuzende Streifung», rappelant la double striation de la cuticule du Lombric. Pour ma part, il m'a été impossible d'observer autre chose qu'une subdivision de la paroi du tube en couches concentriques.

La manière dont les Phoronis construisent leur tube mérite de fixer l'attention. Si l'on tient en observation pendant quelques jours des *Phoronis* à tubes isolés et incrustés de sable, par exemple des *Ph. psammophila*, bon nombre des animaux quitteront spontanément leur tube, et ce toujours à reculons, l'extrémité inférieure étant la première à sortir et jouant manifestement le rôle locomoteur dans ce mouvement. Placés sur du sable, ces animaux ne tardent pas à s'y enfoncer verticalement, l'extrémité inférieure étant celle qui fraie le chemin. En même temps que les animaux s'enfoncent, la surface de leur corps sécrète une solution agglutinante, qui a pour effet de consolider la paroi du trou ainsi creusé. La surface extérieure du tube fixe les particules solides que le hasard met en contact avec elle.

Il ne me paraît pas douteux que, dans le cours normal des choses, lorsque la métamorphose s'est opérée, le jeune animal se comporte exactement de la manière qui vient d'être décrite, le tube s'accroissant par le bas au fur et à mesure que s'allonge l'animal. D'après

mes observations, c'est l'extrémité inférieure qui sécrète la substance du tube, contrairement à l'hypothèse de Cori (90, p. 503), d'après laquelle ce rôle serait dévolu à l'extrémité supérieure, et à celle d'Andrews (90[1], p. 448), qui a supposé que les organes lophophoraux interviendraient dans la construction du tube «possibly as an organ for collecting or fixing sand-grains to the secreted chitin-like tube».

Dans mon hypothèse, le tube s'accroissant par le bas, ce serait évidemment la partie supérieure du tube qui serait la plus ancienne. Effectivement, cette partie du tube est généralement moins résistante que le reste du tube.

Quant aux espèces perforantes, elles ont à s'enfoncer dans un substratum dur, au lieu d'un fond meuble, ce qu'elles ne peuvent sans doute exécuter qu'à l'aide d'une secrétion acide, dissolvant le calcaire. Mais il est évident que, dans ce cas aussi, c'est l'extrémité inférieure qui opère le travail, et tire le reste du corps après elle.

2. Caractères extérieurs.

Subdivisions du corps. On distingue immédiatement une subdivision essentielle en une extrémité caractérisée par la présence d'une couronne tentaculaire, le lophophore (on peut aussi, dans un sens descriptif, l'appeller une «tête»), et un tronc cylindrique très allongé. Ce tronc est d'une épaisseur uniforme dans la plus grande partie de son étendue, mais il est un peu et insensiblement atténué au niveau de sa continuité avec le lophophore, tandis qu'il est brusquement renflé dans son extrémité distale, qui peut être caractérisée par le nom d'ampoule.

Considérant que la position physiologique, chez la majorité des espèces du moins, est verticale, avec le lophophore en haut et l'ampoule en bas, je dirai que le lophophore est supérieur et l'ampoule inférieure, laissant momentanément de côté la question de savoir si cette ampoule, terminale en fait, doit être ou non considérée comme morphologiquement postérieure.

Le lophophore a la forme d'une coupe peu évasée, insérée sur le tronc par sa base. L'une des faces de la coupe est fortement refoulée en dedans, de telle sorte que les tentacules, insérés suivant le bord de la coupe, sont disposés en deux rangées parallèles, l'une externe et l'autre interne, d'ailleurs en continuité l'une avec l'autre, tout comme la portion restée extérieure de la coupe se continue avec la portion refoulée en dedans. Entre les deux rangées de tentacules siége un vaste orifice, qui n'est autre que la bouche. Dans l'espace entouré par les tentacules de la rangée interne, constituant la concavité du lophophore, s'observe une protubérance dont le sommet est occupé par l'anus, tandis que, de part et d'autre de cet orifice se trouvent les pores urinaires. La protubérance portant ces trois ouvertures

est la papille anale; l'étude de l'organisation interne montrera clairement que cette papille appartient en propre à la région du tronc.

Quelle que soit l'orientation de l'animal que l'on adopte, le plan médian est déterminé par la courte ligne réunissant la bouche à l'anus. D'autre part, la bouche caractérise la face orale ou antérieure et l'anus la face anale ou postérieure; les faces droite et gauche sont, par le fait même, déterminées.

La convexité du lophophore est antérieure par rapport à la bouche, tandis que sa concavité est postérieure à cet orifice; plus simplement, la convexité du lophophore est antérieure, et sa concavité postérieure. La rangée externe de tentacules est, dans sa partie médiane, prébuccale, tandis que la partie médiane de la rangée interne est postbuccale. Je désignerai les tentacules des rangées externe et interne simplement comme tentacules externes et tentacules internes, appliquant parfois la désignation de tentacules prébuccaux et de tentacules postbuccaux respectivement aux tentacules médians externes et internes.

La série des insertions tentaculaires ne détermine pas une ligne fermée, mais une figure correspondant à un fer à cheval dont les deux branches seraient repliées en dedans, vers le milieu de leur longueur, les extrémités libres étant fort rapprochées l'une de l'autre bien que non en contact; cette ligne représente aussi le contour d'une figure réniforme fortement arquée, interrompu au centre de sa portion concave. En somme, les deux rangées de tentacules sont insérées suivant deux arcs de cercle concentriques, à convexité antérieure, se réfléchissant l'un dans l'autre, de chaque côté du plan médian, suivant la corde qui les soustend tous les deux. Les portions, latérales et symétriques, du lophophore, suivant lesquelles se fait la continuité des rangées externe et interne de tentacules seront désignées sous le nom de cornes du lophophore. C'est entre ces deux cornes qu'est située la papille anale, déjà mentionnée.

Entre les deux rangées de tentacules se trouve un espace en forme de croissant mince, à convexité antérieure, délimité en avant et en dehors par les tentacules externes, en arrière et en dedans par les tentacules internes. La partie médiane de cet espace est la bouche; ses parties latérales, de moins en moins profondes à mesure qu'elles s'écartent du plan median, peuvent être qualifiées de gouttières buccales. Ce sont les «lophophoral grooves» de Benham (89). L'ensemble de l'espace intertentaculaire est l'espace oral; la concavité du lophophore, délimitée par les tentacules internes, est l'espace atrial.

Surplombant la bouche en arrière, comme une lèvre, l'épistome est constitué par un repli épidermique suivant la base des tentacules internes, et se prolongeant latéralement jusqu'au point où la rangée de ces tentacules se réfléchit dans la rangée externe. La partie la plus saillante de l'épistome est sa partie médiane; il va s'atténuant vers les côtés, où il surplombe, non plus la bouche, mais le fond des gouttières buccales droite et gauche.

Chez toutes les espèces, les deux cornes du lophophore ont une tendance à se rapprocher du plan médian, c'est-à-dire l'une de l'autre, ce qui rétrécit d'autant l'entrée de l'espace atrial. Chez beaucoup d'espèces, les cornes du lophophore s'enroulent en dedans,

déterminant deux volutes symétriques, dont le nombre de tours varie: il y a moins d'un demi-tour chez *Ph. hippocrepia*, tandis que l'enroulement atteint un tour et demi chez *Ph. pacifica*, et plus de deux tours chez *Ph. Buskii* et *Ph. australis*. Les deux rangées de tentacules participent à cet enroulement, le centre de la volute étant occupé par le point de continuité des deux rangées. Les gouttières buccales et l'épistome se poursuivent jusqu'au centre des deux volutes.

La base d'insertion des tentacules ne détermine pas un plan rigoureusement transversal par rapport au grand axe du corps de l'animal: l'insertion des tentacules correspondant aux deux cornes du lophophore se fait plus haut que celle des tentacules post-buccaux et celle-ci elle-même plus haut que celle des tentacules prébuccaux. Quand les cornes du lophophore sont enroulées en volute, l'insertion des tentacules se fait, dans la volute, de plus en plus haut de la périphérie vers le centre, c'est-à-dire que la gouttière buccale, comprise entre les deux rangées de tentacules, s'élève régulièrement en spirale [*Ph. Buskii*, Mc Intosh (88, fig. 1, Pl. 3), Masterman (00, fig. 61, Pl. 21), et *Ph. australis*, Benham (89, fig. 15, Pl. 11)].

Il n'existe pas de tentacule médian, ni en avant, ni en arrière de la bouche. Chez toutes les espèces, la rangée interne est interrompue suivant le plan médian, en ce sens que les tentacules situés immédiatement en dehors de ce plan sont très courts, ce qui s'explique par le fait qu'ils sont les derniers nés, de nouveaux tentacules s'intercalant successivement, par paires, entre les deux derniers formés.

A partir du plan médian, la longueur des tentacules internes va en augmentant, atteignant son maximum dans les cornes du lophophore. Chez la plupart des espèces, la longueur des tentacules externes est sensiblement la même pour tous, et se trouve égale à celle des plus grands tentacules internes.

Chez *Ph. Mülleri*, les tentacules prébuccaux vont en diminuant régulièrement de longueur vers le plan médian, et ce jusqu'à devenir aussi courts que les tentacules post-buccaux. Il semble bien que, chez cette espèce, de nouveaux tentacules s'ajoutent de part et d'autre du plan médian, en avant de la bouche, tout aussi bien qu'en arrière de celle-ci.

Les tentacules ne s'élèvent pas tout droit à partir de leur insertion, mais suivant une obliquité variant d'une partie à l'autre de la couronne. Les tentacules externes s'irradient légèrement tout en s'élevant, de façon à déterminer un espace infundibuliforme interrompu en arrière, là où la rangée externe se réfléchit dans la rangée interne. Les tentacules internes, d'autre part, forment une voûte au-dessus de l'espace atrial. Les tentacules post-buccaux sont inclinés vers le plan médian de telle sorte que ceux d'un côté croisent ceux de l'autre, les tentacules de droite se plaçant en arrière de ceux de gauche (fig. 3, Pl. 2).

Quand les cornes du lophophore sont enroulées en volute, les tentacules vont en divergeant à partir du centre d'enroulement, de sorte que les circonvolutions sont de plus en plus prononcées à mesure que l'on s'écarte de la base des tentacules, et atteignent leur maximum d'amplitude au sommet des tentacules

Les tentacules sont des appendices filiformes, indivis, présentant la même épaisseur sur toute leur longueur. Leur section n'est pas circulaire, mais ovalaire, disons piriforme, avec une grosse et une petite extrémité. On peut leur distinguer quatre faces: une face interne, la plus étroite, par laquelle ils confinent à l'espace oral; une face externe, par laquelle les tentacules externes regardent l'extérieur et les tentacules internes l'espace atrial; et deux faces latérales, par lesquelles les tentacules voisins se regardent. Même sur le vivant, on reconnaît facilement que les tentacules renferment un prolongement de la cavité du corps, et un vaisseau sanguin, qui suit leur face interne.

L'épiderme tapissant la face externe des tentacules externes est en continuité directe, vers le bas, avec l'épiderme recouvrant la face externe du lophophore, tandis que l'épiderme de la face externe des tentacules internes se continue avec l'épiderme recouvrant la concavité du lophophore. L'epiderme de la face interne des tentacules externes se continue, en avant de la bouche, avec la paroi épithéliale de l'œsophage et, sur les côtés, avec l'épiderme qui revêt le fond des gouttières buccales. L'épiderme de la face interne des tentacules internes, enfin, est en continuité avec l'épiderme de la face supérieure de l'épistome.

D'après Str. Wright (56[2]), les tentacules sont, chez *Ph. hippocrepia*, «united at their base by a thick membrane», à la différence de *Ph. ovalis*, chez laquelle cette membrane n'existerait pas. Toutefois, Benham (89, p. 130) a déjà montré qu'il n'y a pas, chez *Ph. australis*, de «membrane» réunissant les tentacules, comme chez *Plumatella* par exemple, mais une soudure directe des tentacules par leurs faces latérales en regard. Cori (90, p. 517) s'est prononcé en faveur de la même interprétation.

Chez toutes les espèces, en effet, les tentacules sont soudés les uns aux autres par leur base suivant un cinquième à un quart de leur longueur totale. Cette soudure n'existe par chez les jeunes animaux nouvellement métamorphosés; elle se produit au cours de la croissance consécutive à la métamorphose, croissance très considérable, et qui s'accompagne d'une augmentation très grande du nombre des tentacules. Chez les jeunes animaux, le vaisseau lophophoral, fournissant aux tentacules, suit immédiatement leur base; chez les animaux plus développés, par contre, le vaisseau lophophoral est à une grande distance en dessous du niveau où les tentacules s'individualisent, les vaisseaux tentaculaires montant parallèlement les uns aux autres à travers une région qui représente le produit de la concrescence des parties inférieures des tentacules. Dans leur portion soudée, les tentacules sont séparés les uns des autres par des cloisons à l'intérieur desquelles se trouve une lamelle cellulaire en continuité avec l'épiderme. Cori, qui a déjà reconnu cette lamelle, pense qu'elle provient des faces externes (Außenfelder) des tentacules (90, p. 515). Il ne me semble guère douteux, quant à moi, qu'elle doive au contraire être produite par la soudure des faces latérales des tentacules.

La soudure de la base des tentacules atteint une grande importance chez les espèces à tentacules très nombreux et enroulés en volutes, les gouttières buccales des ces espèces se trouvant profondément situées entre les parois continues résultant de cette soudure.

Le nombre des tentacules varie considérablement, chez une même espèce, avec le degré de développement des exemplaires considérés. On trouvera des détails sur cette question dans la partie systématique (voir à *Ph. hippocrepia* et à *Ph. psammophila*). Toujours est-il que le nombre maximum des tentacules est inférieur à 100 chez certaines espèces (*Ph. gracilis*, *Ph. Mülleri*), de 130 au moins chez *Ph. hippocrepia* et *Ph. Sabatieri*, de 170 à 200 chez *Ph. pacifica*, d'après Torrey (01), et de 200 à 210 chez *Ph. Ijimai*, d'après Ikeda (01, p. 582).

Chez *Ph. Buskii*, les tentacules sont encore bien plus nombreux, mais McIntosh (88) ne donne aucun chiffre. Il est vrai que Cori (90) dit avoir compté 300 tentacules sur l'une des figures de McIntosh; mais, pour ma part, parmi les figures publiées par cet auteur, je n'en vois aucune qui permette de compter les tentacules. La coupe transversale du lophophore, représentée dans la fig. 3, Pl. 3 de McIntosh (88) passe en dessous de la base d'insertion des tentacules correspondant aux deux cornes du lophophore, enroulées en volutes côniques, et ces tentacules sont précisément les plus nombreux; aussi, tout ce qui je puis conclure de cette figure, c'est que, si elle est fidèle, le nombre des tentacules dépasse de beaucoup 300 chez *Ph. Buskii*. Cette opinion trouve sa confirmation dans la fig. 59, Pl. 20, publiée par Masterman (00), et représentant la moitié d'une coupe transversale du lophophore de *Ph. Buskii*, coupe montrant tous les tentacules de cette moitié sauf les quelques uns correspondant au centre même de la volute. Or, sur cette moitié de lophophore, je compte environ 528 tentacules, ce qui donne, pour le lophophore entier, plus de 1000 tentacules!

Enfin, chez *Ph. australis*, je compte, sur la moitié droite de la fig. 7 de Benham (89) environ 392 tentacules, ce qui représente pour le lophophore entier près de 800 tentacules; mais, pas plus que pour *Ph. Buskii*, les auteurs qui ont examiné *Ph. australis* n'ont indiqué, dans leur texte, le nombre des tentacules, de sorte que, pour l'une comme pour l'autre, il faut provisoirement s'en rapporter aux figures publiées, et sur lesquelles rien ne m'autorise à supposer que le nombre des tentacules ait pu être exagéré. Il n'en est pas moins à souhaiter que le nombre des tentacules soit vérifié chez *Ph. australis* et *Ph. Buskii*, afin que l'on sache positivement si, chez ces espèces, il s'élève vraiment à 800 et 1000 et au delà.

Dans la concavité du lophophore, ou espace atrial, s'observe fréquemment une paire d'organes épidermiques, dont la forme et les dimensions varient notablement d'une espèce à l'autre, bien qu'ils soient toujours réductibles à une duplicature de l'épithélium atrial. Les deux feuillets de cette duplicature sont intimement appliqués l'un sur l'autre; le feuillet externe, mince, recouvre le feuillet interne fortement épaissi, et délimitant une cavité ouverte à l'extérieur. Ces organes, plus ou moins compliqués, sont appliqués à la face externe des tentacules internes et s'élèvent parfois fort haut, sous la forme de deux corps en massue, dans l'espace atrial (fig. 6, Pl. 1). Il s'en faut que la signification et le rôle de ces organes, signalés chez presque toutes les espèces, mais dont la présence n'est pas constante, soient éclaircis. Ils ont été tour à tour désignés sous les noms de «ciliated pits» (Caldwell, 82), «lophophoral glands» (Benham, 89), «Lophophororgane» (Cori, 90), et considérés comme sensoriels ou glan-

dulaires ou comme à la fois sensoriels et glandulaires. On trouvera sur ces organes énigmatiques des détails plus circonstanciés au paragraphe consacré au système nerveux, sous le titre d'organes lophophoraux.

Le tronc [foot, Caldwell (82), Körper, Cori (90)] constitue un cylindre régulier, extrêmement allongé, portant le lophophore à son extrémité supérieure, tandis qu'il se termine inférieurement par un renflement, cylindrique lui aussi, que je désigne sous le nom d'ampoule.

La papille anale appartient, comme le démontre l'examen de l'organisation interne, à la région du tronc, et constitue une saillie de son extrémité supérieure située en arrière de la continuité du tronc avec le lophophore, et proéminant entre les deux cornes de ce dernier. Tous les orifices du tronc se trouvent sur la papille anale: l'anus à son sommet, au fond d'une dépression plus ou moins accusée, et les pores urinaires de part et d'autre de l'anus. Souvent s'observent à la surface de la papille anale trois bourrelets parallèles, antéro-postérieurs, l'un médian, les deux autres latéraux: ils répondent aux portions terminales de l'intestin et des canaux urinaires, qui soulèvent l'épiderme de la papille anale.

Le tronc est régulièrement cylindrique dans la plus grande partie de sa longueur; son épaisseur est atténuée dans sa partie supérieure, tandis qu'elle augmente vers le bas, au voisinage du renflement ampullaire. Sur aucune des espèces que j'ai étudiées je n'ai pu vérifier l'observation de M^c^Intosh, d'après lequel le tronc est «generally thrown into several constrictions and enlargements» (88, p. 6 et fig. 1, Pl. 1), et de Benham, qui dit que le «diameter is not constant, as all the specimens showed swellings and constrictions at intervals along their length» (89, p. 126 et fig. 1). Je soupçonne que les étranglements observés par M^c^Intosh et Benham dans la région du tronc de *Ph. Buskii* et *Ph. australis* pourraient bien être le résultat de contractions survenues lors de la conservation.

Cori (90, p. 505) a appliqué au tronc moins l'ampoule le nom de «Mittelstück», l'ampoule étant qualifiée d'«Endstück». Quant à moi, je distingue au tronc trois subdivisions, qui sont: la région supérieure, partie la plus étroite du tronc, portant le lophophore et se terminant par la papille anale; cette région supérieure n'a que fort peu d'étendue et passe graduellement à la région suivante; la région moyenne, représentant de beaucoup la plus grande partie de la longueur du tronc, caractérisée par le développement très considérable de la musculature longitudinale, d'où le nom de région musculaire que j'applique encore à la région moyenne du tronc; enfin, la région inférieure ou ampoule.

Les dimensions, tant relatives qu'absolues, des différentes régions du tronc varient dans de très larges limites suivant que l'animal envisagé se trouve à l'état d'extension ou de contraction. La longueur de la région musculaire, sur l'animal épanoui, est au moins le triple de ce qu'elle est sur l'animal contracté, le diamètre de cette région étant bien le double, sur l'animal contracté, de ce qu'il est sur l'animal épanoui. Sur l'animal contracté, la longueur de la région musculaire est à peine égale à deux fois la longueur de l'ampoule, tandis que,

sur l'animal épanoui, la région musculaire est au moins cinq ou six fois aussi longue que l'ampoule. Les dimensions absolues de cette dernière sont d'ailleurs bien plus fortes sur l'animal contracté que sur l'animal épanoui, l'ampoule se gonflant très fortement quand l'animal se contracte. Les fig. 1 *a* et 1 *b*, Pl. 1, montrant le même animal à l'état d'extension (pas même complète) et à l'état de contraction, permettront de se rendre compte à quel point varient les proportions de l'animal suivant l'état dans lequel on le considère.

La région supérieure du tronc est susceptible d'une très grande réduction de son diamètre (fig. 1 *a*, Pl. 1), faculté que l'animal utilise lorsqu'il s'ampute de son extrémité supérieure.

Toute la surface du corps, ses extrémités exceptées, est creusée de sillons transversaux, faisant moins d'un tour complet et ne représentant, ainsi qu'on l'a depuis longtemps reconnu, rien de plus que des rides épidermiques. Ces rides, constituant sans aucun doute une adaptation aux plissements que doit subir l'épiderme lors des contractions brusques de l'animal, ne s'effacent jamais complètement, restant bien visibles, quoique beaucoup moins profondes, même sur les animaux complètement épanouis.

L'ampoule [«bulbous posterior end», McIntosh (88), «bulbous region» Benham (89), «Endstück», Cori (90)] répond à l'extrémité aborale ou inférieure, sensiblement renflée, du tronc; son diamètre est moitié plus grand ou même double de celui de la partie inférieure de la région musculaire. La longueur de l'ampoule est égale à quatre ou cinq fois son épaisseur, ces proportions variant d'ailleurs aussi suivant que l'animal est contracté ou épanoui.

L'ampoule se subdivise à son tour en deux portions bien tranchées, séparées l'une de l'autre par un sillon annulaire très net, non décrit jusqu'à présent; l'une des portions, supérieure, en continuité avec la région musculaire, comprend environ les deux tiers de l'ampoule, tandis que l'autre, inférieure, correspond à l'extrémité terminale de l'ampoule (fig. 13, Pl. 8). La paroi de l'ampoule est, d'une façon générale, beaucoup plus transparente que celle de la région musculaire, et ce justement par suite de l'absence, dans la paroi de l'ampoule, des faisceaux musculaires longitudinaux, si développés dans la région moyenne du tronc. Mais, dans la région supérieure de l'ampoule, l'épiderme est tout aussi épais que dans la région musculaire et ne se distingue que par le développement beaucoup moindre des rides superficielles, qui manquent même totalement vers le milieu de l'ampoule. La portion terminale de l'ampoule, séparée, comme je l'ai mentionné, par un sillon circulaire bien accusé de ses deux tiers supérieurs, est, au contraire, revêtue par un épiderme beaucoup plus mince, ce qui lui assure une transparence encore plus grande qu'au reste de l'ampoule. Sa surface se caractérise par la présence de nombreuses papilles, bien marquées quoique peu élevées, qui ne s'observent en aucune autre région du corps. La portion terminale de l'ampoule jouit d'une contractilité particulièrement grande, propriété à laquelle correspond, comme nous le verrons dans le paragraphe consacré à la paroi du corps, une inversion des couches musculaires, les fibres circulaires étant, à l'inverse de ce qui existe partout ailleurs, disposées à l'intérieur des fibres longitudinales, c'est-à-dire situées immédiatement sous le revêtement péritonéal. Cette contractilité spéciale et indépendante de la portion terminale de

l'ampoule a pour conséquence une très grande variabilité de la forme de cette portion terminale. Tantôt elle présente le même calibre que le reste de l'ampoule, tantôt elle est renflée en boule (fig. 2, Pl. 1), tantôt, au contraire, elle est rétrécie et plus allongée.

L'examen, sur le vivant, d'exemplaires appartenant aux espèces habitant des tubes isolés et incrustés de sable (*Ph. psammophila*, *Ph. Mülleri* etc.), et débarrassés de leur tube, montre la portion terminale de l'ampoule animée de mouvements actifs dont la raison échappe à première vue. Mais, si l'on place ces animaux dépouillés de leur tube sur du sable, on n'a pas de peine à se convaincre que c'est grâce à l'activité contractile de la portion terminale de l'ampoule qu'ils s'enfoncent, verticalement, et cette extrémité en avant, dans le sable, usqu'à y disparaître entièrement. La portion terminale de l'ampoule est donc un organe fouisseur, voire perforant, dont l'animal est appelé à faire usage lors de son établissement définitif, consécutif à la métamorphose, tout aussi bien que pendant tout le temps qu'il s'accroît ensuite, s'enfonçant au fur et à mesure de son allongement.

A ma connaissance, la distinction entre les deux parties, pourtant si différentes, de l'ampoule n'avait pas été faite jusqu'à présent. J'estime qu'elle est néanmoins essentielle.

M^c^Intosh a décrit chez *Ph. Buskii* (88, p. 10 et fig. 3 à 5, Pl. 2), comme «a feature of considerable importance in the group .... a peculiar glandular apparatus», une invagination épidermique s'ouvrant à l'extérieur à l'extrémité même de l'ampoule, et se poursuivant, vers l'intérieur, sur une petite distance. De son côté, Benham (89, p. 127 et fig. 24 et 35) a observé, chez *Ph. australis* «a fairly conspicuous pit, as in *Sipunculus*», mais il n'a reconnu aucune structure glandulaire à cette fossette correspondant, elle aussi, au sommet de l'ampoule. Benham n'y voit, avec raison, me semble-t-il, rien de plus qu'une simple dépression de la paroi du corps. Celle-ci correspondant exactement, d'après Benham, à l'insertion d'un «ligament» réunissant la paroi du corps à l'estomac, ligament que n'est autre chose que la portion sous-stomacale du mésentère principal (ou médian, ou encore, ventral), il se pourrait que la dépression résultât simplement d'un tiraillement exercé par ce ligament lors de la conservation des animaux examinés. Pour ma part, j'ai vu, chez des espèces qui n'ont, normalement, aucune fossette terminale, une contraction produite lors de la fixation amener la formation d'une dépression correspondant exactement aux invaginations épidermiques décrites par M^c^Intosh (88) et par Benham (89). Il n'en est pas moins vrai qu'il serait à désirer que, lorsque l'occasion se présentera d'observer à nouveau *Ph. Buskii*, l'attention soit portée sur cette question de l'existence d'une glande terminale, telle que l'a décrite M^c^Intosh. En attendant qu'elle soit vérifiée, je ne puis qu'exprimer l'opinion qu'elle mérite confirmation.

Le tronc n'a aucun appendice, et ses seuls orifices, l'anus et les pores urinaires, sont réunis, comme on l'a vu, sur la papille anale, siégeant à l'extrémité supérieure, entre les cornes du lophophore.

3. Paroi du corps.

La paroi du corps des *Phoronis* comprend: épiderme, membrane basale, couches musculaires circulaire et longitudinale, et péritoine. Le développement relatif de ces différentes couches varie d'une région du corps à une autre.

L'épiderme [épiderme, Van Beneden (58), Dyster (58), Caldwell (82), Benham (89), Andrews (90[1]); hypoderme, M[c]Intosh (88); épithélium externe, Kowalevsky (67), Cori (90)] est constitué dans toute son étendue par un épithélium simple, dont les caractères peuvent varier notablement d'une espèce à l'autre et, chez une même espèce, d'une région du corps à l'autre.

La structure histologique de l'épiderme a été fort bien analysée par Cori (90), le seul auteur qui soit entré dans le détail de cette question. Son exposé est si complet que je passerai rapidement sur ce sujet.

L'épiderme est cilié, d'après Cori (90, p. 507), sur le tiers supérieur de l'animal. La ciliation, très apparente, sur le vivant, à la surface des tentacules, est généralement difficile à reconnaître sur les coupes. Sur la portion supérieure du tronc, j'ai pu, chez des *Ph. psammophila* vivantes, m'assurer de l'existence d'une ciliation bien manifeste, quoique très peu développée, représentée par des cils clairsemés en même temps que fort longs; leur longueur est, en effet, approximativement égale à l'épaisseur de l'épiderme de cette région, soit environ 30 μ. Ces cils sont animés de mouvements très lents, quand ils ne sont pas immobiles et rigides. Sur les coupes, je n'ai pas retrouvé ces cils, évidemment très fragiles.

La surface de l'épiderme est occupée par une cuticule, très peu développée sur les tentacules (fig. 4, Pl. 3 et fig. 25, Pl. 4), atteignant son maximum d'épaisseur (1 μ environ) sur la face externe du lophophore (fig. 5, 6, Pl. 3, fig. 1, Pl. 6), particulièrement à la limite entre cette région et le tronc, limite occupée par le nerf circulaire (fig. 7, 15, Pl. 3, fig. 28, Pl. 4), et diminuant ensuite insensiblement vers le bas jusqu'à disparaître dans la région ampullaire (fig. 9, Pl. 3, fig. 3, 4, Pl. 5, fig. 5, Pl. 6).

Dans toute la région du tronc, l'épiderme est creusé de rides circulaires irrégulières, ne décrivant d'ailleurs pas un cercle complet. Elles atteignent leur maximum de profondeur quand l'animal est contracté, mais ne s'effacent jamais complètement. Ces rides ne se voient bien que sur les coupes longitudinales, qui montrent (fig. 15, Pl. 3) que l'épaisseur de l'épiderme est au moins double dans les parties séparant les rides successives de ce qu'elle est au niveau de celles-ci.

L'épiderme se compose, d'après Cori (90), de cellules de revêtement, de cellules de soutien et de cellules glandulaires. La distinction entre les cellules de revêtement et les cellules de soutien n'est pas toujours facile et je suis assez disposé à la considérer

comme un peu artificielle. Les unes et les autres sont cylindriques et paraissent occuper toute la hauteur de l'épiderme; leur noyau, ovalaire, plus ou moins allongé, siége à différents niveaux. Tous les intermédiaires s'observent entre les cellules de revêtement typiques et les cellules de soutien, de sorte que l'on peut fort bien ne voir, dans ces deux types, que les deux extrêmes d'une série de formes que présentent les cellules épidermiques de revêtement. Suivant les régions, c'est tantôt l'un, tantôt l'autre type qui domine. L'examen détaillé des cellules épithéliales ordinaires dans les différentes régions du corps m'entraînerait trop loin eu égard à l'intérêt secondaire de cette question, et je crois pouvoir me borner à renvoyer aux figures 4 à 9 et 15, Pl. 3 (*Ph. hippocrepia*), 27 à 29, Pl. 4, 1 à 5, Pl. 5 (*Ph. psammophila*), 1 à 4, Pl. 6 (*Ph. Sabatieri*), qui suppléeront à une longue description.

Quant aux cellules glandulaires, elles sont de différentes sortes et en quantité très variable d'une région à l'autre. Cori (90, p. 508), à vrai dire, rapporte les différences qui s'observent entre les cellules glandulaires à ce que leur état fonctionnel ne serait pas le même.

Chez *Ph. hippocrepia* (fig. 6, 7 et 15, Pl. 3), on constate que l'épiderme recouvrant la face externe du lophophore est bourré de cellules glandulaires ne laissant que fort peu de place aux cellules épithéliales ordinaires. Le contenu de ces cellules glandulaires est représenté par un petit nombre de très grosses sphérules ou gouttelettes (2 à 3 μ de diamètre) réfringentes. Dans cette région de l'épiderme se rencontrent en outre des corps en massue, dont l'extrémité fait saillie à la surface, et qui paraissent représenter le contenu figé de cellules glandulaires d'une autre espèce. Je reviendrai plus loin sur ces corps en massue, qui se trouvent également dans l'épiderme de la région supérieure du tronc (fig. 15, Pl. 3).

Dans la portion supérieure du tronc, on observe, chez *Ph. hippocrepia*, des cellules glandulaires dont le contenu est beaucoup plus finement granuleux que sur le lophophore (fig. 15, Pl. 3). Dans la paroi de la région ampullaire, enfin, on observe, en fait de cellules glandulaires, d'une part des cellules apparemment mucipares, en petit nombre, et d'autre part des cellules dont le contenu consiste en sphérules rappelant beaucoup celles des glandes de la surface du lophophore, mais encore plus grosses qu'elles, et atteignant 5 μ (fig. 9, Pl. 3). Fait particulier, toutes les cellules de la paroi de l'ampoule renferment, dans leur profondeur, de ces sphérules réfringentes, soit que leur apparition soit le préambule de la transformation des cellules de revêtement en cellules glandulaires, soit que toutes les cellules de cette région aient une fonction sécrétoire.

Chez *Ph. psammophila*, on trouve aussi, tant dans l'épiderme de l'extrémité supérieure (fig. 28 et 29, Pl. 4, fig. 2, Pl. 5), que de l'extrémité inférieure (fig. 4, Pl. 5), des cellules glandulaires à contenu grossièrement granuleux, à côté de cellules mucipares (fig. 3, Pl. 5), et il en est de même chez *Ph. Sabatieri* (fig. 3 et 4, Pl. 6). J'ai observé en outre, chez *Ph. psammophila*, des corps en massue, logés dans l'épiderme et proéminant à sa surface (fig. 28 et 29, Pl. 4, fig. 2, Pl. 5). Ces corps se trouvent aussi dans l'épiderme des tentacules (fig. 25, Pl. 4).

Les corps en massue de l'épiderme de *Ph. psammophila* sont, sans doute aucun, la

même chose que les formations que j'ai décrites en une précédente occasion, chez *Ph. gracilis* (03, p. 29, fig. 22 à 26), sous le nom de «kolbenförmige Gebilde» ou «Härchen» et, comme je l'ai fait alors remarquer, c'est probablement à ces corps que se rapporte la mention faite par van Beneden (58, p. 12), que l'épiderme de *Ph. gracilis* est «complètement hérissé de courts poils roides».

Tandis que, chez *Ph. gracilis*, les corps en massue criblent littéralement l'épiderme de toute la région supérieure du corps, et atteignent de grandes dimensions (jusqu'à 30 μ de long sur 5 μ d'épaisseur), chez *Ph. psammophila* je n'ai abservé ces corps qu'exceptionnellement et en bien moindre nombre ainsi qu'avec de plus faibles dimensions (au maximum 13 μ sur 4). Leur forme et leurs rapports avec l'épiderme sont les mêmes que chez *Ph. gracilis*. Ils ont la forme d'une massue ou d'une bouteille à grosse extrémité profonde et à petite extrémité superficielle, le plus souvent saillante, et sont logés dans l'épiderme à l'intérieur de cavités bien distinctes. Quant à leur structure, ils apparaissent comme homogènes et réfringents. Au moins sur le matériel fixé, ils semblent avoir une assez grande résistance.

Les formations que j'ai désignées sous le nom de corps en massue chez *Ph. hippocrepia* (fig. 6, 7 et 15, Pl. 3) rappellent beaucoup ceux de *Ph. psammophila* et, comme chez cette espèce, ils sont localisés à la partie supérieure du corps. Les corps en massue de *Ph. hippocrepia* se colorent très fortement, presque en noir intense, par l'hémalun. Ils mesurent jusqu'à 25 μ de long et proéminent à l'extérieur par un renflement plus gros que chez *Ph. psammophila*. Leur structure paraît moins homogène que chez cette espèce et, quant à leurs rapports avec l'épiderme, tout ce que j'ai reconnu, c'est qu'ils sont implantés dans son épaisseur, sans que je les aie vus occuper une cavité bien déterminée.

Chez *Ph. psammophila*, de même que chez *Ph. gracilis*, ainsi que j'en ai autrefois (03, p. 29) exprimé l'opinion, les corps en massue paraissent constituer le produit de sécrétion de certaines cellules glandulaires resté en place dans ces cellules, solidifié et émergeant à la surface par l'orifice de la glande.

La signification des corps en massue est une question que je n'ai pas résolue. J'ignore si leur rôle est de subsister tels quels dans l'épiderme, ou bien s'ils sont rejetés, soit sous cette forme, soit après liquéfaction. Il me semble qu'ils ne sont pas sans analogie avec les corpuscules qui se trouvent dans l'épiderme de beaucoup d'Annélides, et sur lesquels Eisig[1]) s'est longuement étendu, cet auteur les désignant sous le nom de «Stäbchen». D'autre part, les corps en massue de l'épiderme des *Phoronis* font penser à des rhabdites, et il se fait que Harmer (05, p. 91) a suggéré récemment que les «Härchen» que j'ai décrits (03) chez *Ph. gracilis* seraient peut être comparables aux «vésicules épidermiques» de *Cephalodiscus*, dans lesquelles Cole[2]) a précisément vu des rhabdites. Je ne puis, malheureusement, que laisser

---

1) Eisig, H. Monographie der Capitelliden. Fauna Flora Golf. Neapel 16. Monogr. 1887.

2) Cole, F. J. On the Discovery and Development of Rhabdite-«cells» in *Cephalodiscus dodecalophus* M^c^Intosh. Journ. Linn. Soc. London Vol. 27 1899.

en suspens la question des homologies et de la fonction des corps en massue de l'épiderme des *Phoronis*.

Quant aux cellules glandulaires épidermiques, j'ai dit qu'il en est de mucipares; leur rôle est sans doute dans la lubréfaction de la surface du corps. Parmi les cellules glandulaires à contenu grossièrement granuleux, il en est certainement au moins une très forte proportion dont le rôle est dans la sécrétion de la substance fournissant, en se coagulant, le tube abritant l'animal. D'autre part, le fait, bien avéré, que certaines espèces sont perforantes de roches calcareuses, force à admettre que ces espèces (*Ph. hippocrepia*), en l'absence d'organes quelconques permettant un travail mécanique, sécrètent un liquide acide susceptible de dissoudre le carbonate de chaux. Les glandes chargées de ce travail se trouvent, selon toute vraisemblance, au nombre de celles qui siégent dans la paroi de l'ampoule, attendu que, l'animal s'enfonçant à reculons, c'est à l'ampoule de frayer le chemin. Chez les espèces qui s'enfoncent dans un fond meuble, l'ampoule est également la partie du corps la plus active, celle qui seule fouille ce fond; mais, en même temps qu'elle le fouille, elle sécrète la substance constitutive du tube, et elle revêt la paroi du trou au fur et à mesure que celui-ci se creuse. Aussi, sans aller jusqu'à exclure les glandes des autres parties du corps d'une participation à l'élaboration du tube, suis-je amené à considérer que la région la plus active dans cette élaboration est l'ampoule, contrairement à la supposition de Cori (90, p. 503), d'après laquelle ce serait l'extrémité supérieure de l'animal qui produirait le tube.

La paroi des tentacules est à peu près dépourvue de cellules glandulaires. Celles-ci ne s'observent que sur la face externe des tentacules externes (fig. 4, Pl. 3). J'ai déjà signalé que l'on trouve les corps en massue jusque sur les tentacules de *Ph. psammophila* (fig. 25, Pl. 4), en quoi cette espèce concorde d'ailleurs avec *Ph. gracilis*.

La structure de l'épiderme recouvrant les tentacules a été bien décrite par Cori (90) et je crois pouvoir me dispenser de reprendre cette question. Les tentacules ont une ciliation particulièrement forte sur leurs faces latérales. Sur la face externe des tentacules externes la ciliation est très peu développée ou même absente; les tentacules internes, par contre, sont ciliés sur tout leur pourtour. L'épiderme de toute la concavité du lophophore est fortement cilié.

La papille anale est constituée d'un épithélium tout à fait particulier, composé de très hautes cellules, fait déjà reconnu par Cori (90, p. 528, fig. 20, Pl. 25). Cette structure spéciale à l'épiderme de la papille anale se voit sur la fig. 27, Pl. 4, qui montre cette couche épithéliale constituée d'une assise superficielle de cellules très élevées, à contenu clair, leur noyau, très allongé, étant appliqué à la paroi cellulaire. La profondeur de la couche est occupée par de gros noyaux ovalaires bien différents de ceux appartenant aux cellules superficielles.

D'après Cori (90, p. 528), la portion terminale du tube digestif, ou rectum, est délimitée par le même épithélium que la papille anale; mais, comme on le verra à propos du tube digestif, je ne reconnais pas de rectum et n'aperçois, dans la structure considérée comme

rectum par CORI, rien de plus qu'une dépression occupant le sommet de la papille anale, et au fond de laquelle débouche l'anus.

Membrane basale [«Basement membrane», CALDWELL (82, p. 372), TORREY (01, fig. 2, p. 285); «Basement tissue», M^c^INTOSH (88, p. 7), BENHAM (89, p. 132); «Basalmembran», CORI (90, p. 507); «Supporting-tissue», ANDREWS (90[1], p. 448); «Grenzlamelle», C. SCHNEIDER (02, fig. 192, p. 139)]. Je désigne sous ce nom de «membrane basale» une couche de substance de soutien sur laquelle repose immédiatement l'épiderme. Cette couche, dont l'épaisseur varie dans de très grandes limites avec les espèces et aussi suivant les différentes régions du corps, se continue entre les deux feuillets constitutifs du diaphragme et des mésentères; elle se trouve aussi dans la paroi de l'œsophage. Cette «membrane basale» des *Phoronis* me paraît absolument comparable à la formation que SPENGEL (93, p. 450) désigne, chez les Entéropneustes, sous le nom de «Grenzmembran», tout en faisant valoir les raisons qui l'ont détourné d'employer le terme de membrane basale, qui a été appliqué à des structures morphologiquement différentes. Aussi me paraît-il nécessaire de spécifier que j'emploie le terme de membrane basale dans un sens purement descriptif, tout en sachant que la structure que je désigne par là n'est certainement pas homologue à toutes celles qui ont été décrites sous ce nom chez d'autres animaux.

D'après CORI (90, p. 507), la membrane basale est «ungemein zart». Il déclare que cette membrane extrêmement mince n'est pas la même chose que le «basement tissue» de M^c^INTOSH (88). A ce propos, je dois faire remarquer que, sur aucune de ses figures, CORI n'a désigné la membrane basale, bien qu'un certain nombre d'entre elles la montrent clairement. Il me paraît d'ailleurs que CORI n'a pas toujours bien distingué la membrane basale de la couche musculaire circulaire; ainsi, sur sa fig. 7, Pl. 24, relative à *Ph. Kowalevskyi*, il désigne par *Rms* (Ringmuskelschicht) un espace clair, sous-épidermique, plus développé encore sur les figures suivantes 8 et 9, espace clair qui, selon moi, représente indubitablement la membrane basale. La même observation s'applique à la fig. 5, Pl. 26, de CORI, et il est à noter que HALLER (02), la reproduisant à peu près par sa fig. 231*c* (p. 225), désigne par *b* (Basalmembran) l'espace distingué par *Rms* (Ringmuskelschicht) sur la figure de CORI. En réalité, et si difficile que ce soit à admettre, CORI ne paraît pas avoir bien reconnu la couche de soutien sous-épidermique observée par d'autres auteurs et désignée par eux sous les noms les plus divers; et son texte, pas plus que ses figures, ne me permet de comprendre ce qu'il a au juste entendu par sa «ungemein zarte Basalmembran».

La membrane basale, telle que je l'entends, répond absolument à ce que M^c^INTOSH (88, fig. 3, 4, Pl. 1, etc., *bt*) et BENHAM (89, fig. 15, 16 et 18, *bt*) ont désigné par «basement tissue» et à ce que C. SCHNEIDER (02, fig. 192, *Gr.L.*) a qualifié de «Grenzlamelle».

Dans la paroi du corps, la membrane basale existe partout, sauf dans les tentacules, où elle est remplacée par une couche spéciale, dont il sera question plus loin. La membrane basale se voit sur la plupart de mes figures d'ensemble, sous la

forme d'une zone claire, séparant la face profonde de l'épiderme des couches musculaires. Les figures de détail 5 à 9, 15, Pl. 3, 28, 29, Pl. 4, 2 à 4, Pl. 5, 3 à 5, Pl. 6, la montrent à un plus fort grossissement. La membrane en question a un beaucoup plus grand développement chez *Ph. hippocrepia* que chez *Ph. psammophila* et, à en juger par les figures publiées, *Ph. Buskii* et *Ph. australis* possèdent aussi une membrane basale particulièrement épaisse. D'une manière générale, la membrane basale atteint son maximum d'épaisseur dans la région supérieure du tronc, surtout au niveau du nerf circulaire (fig. 15, Pl. 3) et dans la portion inférieure de la paroi externe du lophophore. J'ai déjà indiqué que la membrane basale se continue dans l'épaisseur du diaphragme (fig. 15, Pl. 3) et des mésentères.

Quant à la nature de la membrane basale, elle est constituée d'une substance hyaline homogène, sans structure et ne renfermant pas de cellules, du moins d'après moi, car Benham (89) y a décrit l'existence de quelques cellules fusiformes. Quand il m'est arrivé de rencontrer, sur les coupes, des cellules apparemment logées dans la membrane basale, il m'a toujours paru que ces cellules n'avaient pas perdu tout rapport avec la couche péritonéale. Il n'est pas douteux que la membrane basale, tout en étant douée d'une certaine élasticité, remplit un rôle de soutien, et assure à la partie supérieure du tronc ainsi qu'au lophophore la rigidité nécessaire.

Les tentacules ont, dans leur paroi, une couche squelettique spéciale, déjà distinguée par Benham, sous le nom de «skeleton» (89, p. 129, fig. 13 et 14, *sq.*) du «basement tissue» existant dans les autres portions de la paroi du corps. De son côté, Cori dit que les tentacules ne possèdent pas de membrane basale, mais une couche de «Stützsubstanz» (p. 513); cette couche est désignée par *Ss* dans les figures de la Pl. 25 de cet auteur.

Une coupe transversale d'un tentacule, dans sa partie libre (fig. 4, Pl. 3, *Ph. hippocrepia*) montre l'existence d'une couche sous-épidermique bien nette, circonscrivant toute la cavité du tentacule, et tapissée, sur sa face interne, par le péritoine. Que cette couche est bien différente de la membrane basale anhiste existant dans les autres parties de la paroi du corps, c'est ce dont les coupes renfermant côte à côte le squelette tentaculaire et la membrane basale permettent de se convaincre. La fig. 5, Pl. 3 (*Ph. hippocrepia*), ou la fig. 1, Pl. 6 (*Ph. Sabatieri*), absolument comparable, se rapporte à une coupe transversale passant par les bases soudées des tentacules. On retrouve la couche squelettique sous-péritonéale, immédiatement appliquée à la face profonde de l'épiderme correspondant aux faces externe et interne des tentacules, tandis que, du côté des cloisons intertentaculaires, la couche squelettique est séparée de la lamelle ectodermique occupant le milieu de ces cloisons par une épaisseur de substance hyaline correspondant à ce que j'ai appelé ailleurs la membrane basale. Sur la fig. 6, Pl. 3, coupe passant immédiatement en dessous du point où les cavités tentaculaires s'ouvrent dans la cavité lophophorale, autrement dit du niveau où s'arrêtent les cloisons intertentaculaires, on reconnaît, à la face profonde de l'épiderme, la membrane basale et, en dessous de celle-ci, le prolongement de la couche squelettique des tentacules. Cette couche squelettique s'arrête à peu de distance de la ligne de continuité entre le lophophore et le tronc, comme

le montre la coupe longitudinale fig. 15, Pl. 3. Au niveau du nerf circulaire, fig. 7, Pl. 3, on ne retrouve plus, en dedans de la membrane basale anhiste, fort épaisse, aucune trace de la couche squelettique des tentacules.

Je n'ai pas reconnu de structure à la substance constitutive de la couche squelettique tentaculaire, mais, d'après Cori (90, p. 515), cette substance possède une striation longitudinale et transversale. De plus, la membrane squelettique est creusée, d'après le même auteur, de canalicules annulaires (p. 516, fig. 18 et 19, Pl. 25). Ce sont là des détails que je n'ai pas pu vérifier.

La substance de soutien spéciale aux tentacules et leur constituant une membrane squelettique assure à ces organes une rigidité relativement grande, tout en leur permettant des mouvements d'incurvation étendus.

Système musculaire. En dedans de la membrane basale viennent les couches musculaires, bien développées dans la région moyenne du tronc seulement, que je caractérise d'ailleurs par le nom de région musculaire. Dans cette région, il existe une couche externe de fibres circulaires et une couche interne de fibres longitudinales, ces dernières réparties en faisceaux distincts. Dans toute la région moyenne du tronc, les muscles longitudinaux ont un développement considérablement plus grand que les muscles circulaires. Cette disproportion est évidemment en rapport, ainsi que l'a remarqué Cori (90, p. 510), avec la nécessité pour l'animal de pouvoir se contracter le plus rapidement possible, l'épanouissement devant au contraire se faire lentement.

Fait particulier, déjà signalé par McIntosh (88, p. 10, fig. 6, Pl. 1) et vérifié par Benham (89, p. 133, fig. 10), mais paraissant avoir échappé à Cori (90): dans l'extrémité inférieure du corps, c'est-à-dire dans la paroi de l'ampoule, les fibres longitudinales sont externes et les fibres circulaires internes (fig. 5, Pl. 6), contrairement à ce qui existe dans toutes les autres régions.

Dans la paroi des tentacules se trouvent quelques fibres musculaires longitudinales. Benham les a représentées (89, fig. 13 et 14, *m*) comme situées en dedans de la membrane squelettique. Cori, au contraire, dit, à deux reprises, de ces fibrilles musculaires qu'elles sont situées entre l'épiderme et la couche squelettique (90, p. 513 et 514) et il les représente effectivement dans cette situation (90, fig. 1 à 10, Pl. 25, *Mfs*). J'ai pu m'assurer que la situation des fibres musculaires tentaculaires est bien telle que l'a figurée Benham, c'est-à-dire que ces fibres sont à l'intérieur de la membrane squelettique. Je ne sais pas à quoi répondent les éléments décrits par Cori à l'extérieur de cette membrane; mais ce que je puis affirmer, c'est que, sur de bonnes coupes transversales des tentacules, colorées à l'éosine ou bien à l'hématoxyline ferrique, je n'ai jamais rien observé en dehors de la membrane squelettique qui pût être pris pour des fibres musculaires, tandis que, en dedans de cette membrane, j'ai reconnu très nettement l'existence de fibres musculaires longitudinales, telles que les montrent mes figures 4 et 5, Pl. 3, suivant les faces externe et interne seule-

ment, exactement comme chez les Bryozoaires ectoproctes. Ces fibres musculaires sont très grêles et peu nombreuses; de leur contraction résultent les mouvements d'inflexion des tentacules en avant et en arrière.

Je n'ai pu déceler, dans la paroi des tentacules, aucune indication de fibres musculaires circulaires. Celles-ci, si elles existaient, devraient être situées, conformément à la disposition réalisée dans la plus grande partie de la paroi du corps, extérieurement aux fibres musculaires longitudinales, là où se trouve la couche squelettique. Or, il se fait que, vers le niveau où s'arrête inférieurement cette couche (fig. 6, Pl. 3), on observe à sa surface quelques fibres musculaires circulaires, dont elle est très mal délimitée, ces fibres apparaissant comme en continuité avec la substance squelettique. Aussi ne suis-je pas éloigné de voir, dans cette substance squelettique, le produit d'une transformation de la couche musculaire circulaire des tentacules.

La paroi du lophophore ne renferme que fort peu de fibres musculaires, la plupart longitudinales. Mais la cavité lophophorale est traversée en tout sens par des fibres musculaires jouant certainement, dans les changements de forme, d'ailleurs peu considérables, dont le lophophore est susceptible, un rôle prépondérant.

L'épistome est, de toutes les régions du corps, la plus contractile et la plus mobile, ce qui suppose une musculature bien développée. En réalité, cette musculature n'est qu'en petite partie pariétale; elle est surtout constituée de fibres traversant la cavité, d'ailleurs très réduite, de l'épistome.

Musculature du tronc. C'est dans la région du tronc seulement que la musculature acquiert un grand développement, et se présente sous la forme de deux couches, circulaire et longitudinale, bien distinctes.

La couche musculaire circulaire, externe, sauf dans l'extrémité inférieure où elle est au contraire interne, est partout représentée par des fibres isolées, reposant sur la face interne de la membrane basale (fig. 5, Pl. 6). Dans l'extrémité supérieure du tronc, traversée par de nombreuses fibres radiaires, ces fibres sont en continuité avec la couche musculaire circulaire de la paroi du corps. Cette couche musculaire circulaire ne présente d'ailleurs pas de particularités méritant que l'on s'attarde sur elles.

La couche musculaire longitudinale est caractérisée par sa subdivision, dans la région moyenne du tronc, en faisceaux distincts, proéminant fortement dans la cavité du corps, dont le nombre et la disposition par rapport aux mésentères sont, mais jusqu'à un certain point seulement, constants chez une même espèce, ainsi que l'a reconnu Cori. Je reviendrai plus loin sur ce point.

Chez *Ph. psammophila*, *Ph. Sabatieri*, *Ph. architecta*, *Ph. pacifica*, *Ph. Mülleri* et *Ph. gracilis*, les faisceaux musculaires longitudinaux donnent, à la coupe transversale, une image penniforme (fig. 20, 21, Pl. 4, 16 à 18, Pl. 5 et 4, Pl. 6), les barbes de la plume étant représentées par les différentes fibres, rubannées et appliquées les unes contre les autres. La fig. 4, Pl. 6 donne la meilleure idée de cette disposition, qui se ramène, ainsi que l'a déjà

reconnu Cori (90, p. 510) à un plissement de la couche musculaire longitudinale. C'est ce dont il est facile de se convaincre par l'examen de la fig. 3, Pl. 6, coupe transversale passant dans la partie supérieure du tronc, là où les faisceaux longitudinaux rentrent dans le niveau général de la paroi du corps. A gauche sur la fig. 3, Pl. 6, le faisceau n'est représenté que par un certain nombre de fibres de calibre fortement réduit, mais ayant toujours la forme de bandelettes insérées par un de leurs bords; aucune de celles-ci ne s'avance plus que ses voisines vers l'intérieur. Sur le centre de la figure, on voit la partie terminale d'un autre faisceau longitudinal, dont le milieu est soulevé et occupé par des fibres fortement épaissies. Cet état de choses est encore accentué sur le faisceau occupant la droite de la fig. 3, Pl. 6; il est facile de reconnaître que les fibres, en même temps qu'elles augmentent de volume vers le bas, proéminent de plus en plus vers l'intérieur, jusqu'à atteindre la disposition donnant l'image d'une plume à la coupe transversale, telle qu'elle se voit sur la fig. 4, Pl. 6.

Les faisceaux longitudinaux acquièrent leur plus grand développement un peu au dessus du point où le corps se renfle brusquement pour passer à la région ampullaire. Dans la partie supérieure de celle-ci, les faisceaux se partagent en deux moitiés, dont les fibres constituantes se présentent encore sous la forme de lamelles insérées normalement à la surface du corps (fig. 19, Pl. 5). Dans la partie moyenne de l'ampoule, la musculature longitudinale n'est plus représentée que par quelques fibres ovalaires à la coupe, disposées en dedans des fibres circulaires (fig. 3, Pl. 5), tandis que, dans la portion inférieure de l'ampoule, les fibres longitudinales se trouvent immédiatement en dedans de la basale, et en dehors des fibres circulaires (fig. 4, Pl. 5).

Chez *Ph. hippocrepia* (fig. 1 et 8, Pl. 3), les faisceaux longitudinaux donnent, à la coupe transversale, une image sans régularité [la fig. 5, Pl. 1, de McIntosh (88) montre qu'il en est de même chez *Ph. Buskii*], les fibres constitutives, de calibre et de section variables, étant groupées sans ordre apparent, la disposition réalisée représentant pourtant, ici aussi, le résultat d'un plissement de la couche musculaire longitudinale.

Quant à la structure histologique du système musculaire, Benham (89) a déjà reconnu que les fibres musculaires sont lisses; Cori (90), d'autre part, y a décelé une striation longitudinale. Cet auteur a, en outre, montré que les fibres musculaires sont fusiformes et juxtaposées par leurs extrémités effilées. En ce qui concerne la façon dont les fibres voisines sont réunies dans l'intérieur des faisceaux longitudinaux, il convient de remarquer que les différents fixateurs donnent des résultats très variables. Dans certains cas (fig. 4, Pl. 6), les lamelles constitutives de la figure penniforme sont intimement appliquées les unes aux autres, dans d'autres cas, au contraire (fig. 18, Pl. 5) les lamelles sont fortement écartées. Les mêmes différences s'observent chez *Ph. hippocrepia*: le plus souvent, les faisceaux apparaissent comme constitués de fibres séparées les unes des autres (fig. 8, Pl. 3), mais il arrive aussi que ces fibres soient étroitement juxtaposées. Il semble que les fibres sont réunies entre elles par un substratum conjonctif très lâche dans la plus grande partie du faisceau, un peu plus serré suivant sa base d'insertion. Il est très rare de rencontrer des noyaux à l'intérieur du faisceau

ailleurs qu'à sa base, au sein de ce tissu conjonctif. De beaucoup le plus grand nombre des noyaux appartenant au faisceau musculaire se rencontrent à sa surface, où ils représentent la seule indication d'un péritoine fort peu distinct.

Nombre des faisceaux musculaires longitudinaux. D'après Cori (90, p. 531), *Ph. psammophila* possède, d'une façon constante, dans la partie supérieure de la région moyenne, 30 faisceaux musculaires dont 5 correspondent à chacune des chambres anales et 10 à chacune des chambres orales. Cette disposition peut se traduire par la formule musculaire $\frac{10 | 10}{5 | 5}$. En réalité, d'après mes observations (voir, dans la partie systématique, à *Ph. psammophila*, système musculaire, un tableau donnant les formules musculaires d'un certain nombre d'animaux), la formule musculaire varie dans certaines limites, qui sont indiquées, pour *Ph. psammophila*, par la formule générale $\frac{9-14 | 10-12}{5-7 | 5-7}$, tandis que la moyenne d'un certain nombre d'observations s'exprime par $\frac{12 | 12}{6 | 6} = 36$.

Pour *Ph. Sabatieri*, j'ai trouvé, en moyenne $\frac{10 | 9}{5 | 5} = 29$.

Dans une précédente occasion (03), j'ai donné:

Pour *Ph. Mülleri* $\frac{9 | 9}{3 | 3} = 24$;

Pour *Ph. gracilis* $\frac{12 | 10}{6 | 6} = 34$;

Pour le jeune Ver issu de la métamorphose d'*A. pallida* $\frac{5 | 5}{4 | 4} = 18$.

En ce qui concerne les autres espèces, les auteurs n'ont pas fourni de renseignements précis, et il faut s'en rapporter provisoirement aux figures publiées.

Chez *Ph. Buskii*, la disposition des muscles longitudinaux est, à en juger par la fig. 4, Pl. 1 de McIntosh (88) $\frac{27 | 35}{10 | 6} = 78$.

Chez *Ph. australis*, la figure 18 de Benham (89), malheureusement fort peu distincte, permet de reconnaître une disposition des muscles longitudinaux qui paraît être à peu près $\frac{19 | 17}{4 | 5} = 45$.

Chez *Ph. architecta*, Andrews (90[1]) a figuré une disposition qui se traduit par $\frac{13 | 16}{9 | 5} = 43$; de mon côté, sur deux exemplaires que j'ai coupés, j'ai trouvé $\frac{13 | 13}{7 | 6} = 39$ et $\frac{13 | 12}{7 | 6} = 38$.

Chez *Ph. pacifica*, Torrey (01) n'a représenté les muscles longitudinaux que dans la chambre orale gauche de sa fig. 2, et l'on y compte environ 25 faisceaux. A ma demande, cet auteur a bien voulu m'informer que les muscles longitudinaux répondent, chez *Ph. pacifica*, à la formule $\frac{25-27 | 30}{19 | 15} = 90$, ce qui paraît être le chiffre le plus élevé jusqu'ici observé.

Enfin, chez *Ph. hippocrepia*, Kowalevsky (67) a représenté, sur sa fig. 8, 28 faisceaux musculaires longitudinaux, tandis que la fig. 7, Pl. 24 de Cori (90) en montre 31, disposés d'après la formule $\frac{9 | 13}{4 | 5}$. Sur ma fig. 1, Pl. 3, on en compte 38, répondant à la formule $\frac{12 | 13}{6 | 7}$. Chez cette espèce, le nombre et la disposition des faisceaux musculaires paraissent particulièrement variables.

Les observations sur cette question du nombre des faisceaux musculaires longitudinaux ne sont pas assez nombreuses, chez la plupart des espèces, pour établir les limites entre lesquelles varie ce nombre, ni, à plus forte raison, pour fixer la formule musculaire de ces espèces. Mais, des chiffres que j'ai donnés se dégage pourtant que la formule musculaire, bien qu'elle ne soit pas tout à fait fixe chez une même espèce, est soumise à de grandes différences d'une espèce à l'autre.

On constate, d'une manière générale, que le nombre des faisceaux musculaires est notablement plus élevé dans les chambres orales que dans les chambres anales, ce qui est en rapport direct avec l'étendue de la surface du corps correspondant à ces différentes chambres. D'autre part, chez *Ph. psammophila*, *Ph. Sabatieri*, *Ph. architecta*, *Ph. Mülleri* et *Ph. gracilis*, la musculature longitudinale est plus développée dans la moitié gauche du corps que dans la moitié droite, les faisceaux du côté gauche étant non seulement plus forts, mais aussi, très fréquemment, un peu plus nombreux. Par contre, chez *Ph. hippocrepia*, à en juger par les formules $\frac{9}{4}\Big|\frac{13}{5}$ et $\frac{12}{6}\Big|\frac{13}{7}$, répondant respectivement à la fig. 7, Pl. 24 de Cori (90) et à ma fig. 1, Pl. 3, il y a une tendance manifeste à ce que le nombre des muscles longitudinaux soit plus grand à droite qu'à gauche.

Cori a reconnu que, chez *Ph. psammophila*, le volume des faisceaux musculaires longitudinaux est variable; d'après lui, parmi les trente faisceaux, il s'en trouve deux, voisins, plus grands que tous les autres, à partir et de part et d'autre desquels les faisceaux vont en diminuant régulièrement de volume, de telle sorte que les deux plus petits, voisins eux aussi, en arrivent à se trouver diamétralement opposés aux deux plus grands. Ce diamètre ne correspond pas au plan médian, fait que Cori traduit en disant: «es hat sich eine sekundäre Symmetrieebene ausgebildet, welche gegen die primäre im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers und zwar um die Breite von drei Muskelfiedern verschoben ist» (90, p. 531). Il me semble que l'on peut dire, plus simplement et plus objectivement, que la musculature est asymétrique, et plus fortement développée à gauche qu'à droite. Du moins est-ce là la règle — non sans exceptions — chez *Ph. psammophila*, *Ph. Sabatieri*, *Ph. architecta*, *Ph. Mülleri* et *Ph. gracilis*. Chez *Ph. hippocrepia*, et peut-être chez d'autres espèces insuffisamment étudiées sous ce rapport, il arrive au contraire que ce soit la musculature longitudinale du côté droit qui l'emporte sur celle du côté gauche, sans que je puisse affirmer qu'il en est toujours ainsi. Nous avons vu d'ailleurs que les muscles longitudinaux de *Ph. hippocrepia* présentent des caractères différents de ceux des espèces énumérées avec *Ph. psammophila*. Il faut encore remarquer, toujours relativement au nombre des faisceaux musculaires longitudinaux, que ce nombre peut varier légèrement, chez un même individu, suivant la région du tronc que l'on considère. Cori a déjà constaté que, chez *Ph. psammophila*, le nombre des faisceaux musculaires n'est d'une trentaine que dans la partie supérieure de la région moyenne du tronc, le nombre étant plus élevé vers le bas (90, p. 531). La musculature longitudinale est effectivement développée au maximum dans la partie inférieure de la région moyenne du tronc, et il se fait assez souvent

qu'il existe à ce niveau des faisceaux qui ne se prolongent pas dans la partie supérieure. Les formules musculaires que j'ai données, d'après mes observations, se rapportent à la région dans laquelle la musculature longitudinale a son plus grand développement. L'inversion des couches musculaires, qui existe dans la partie terminale de l'ampoule, et en vertu de laquelle, contrairement à ce qui est réalisé dans le reste de l'étendue de la paroi du corps, les fibres musculaires longitudinales y sont externes et les fibres circulaires internes, constitue assurément une particularité intéressante de la musculature des *Phoronis*. Cette inversion est vraisemblablement en rapport avec la fonction spéciale dévolue à l'extrémité inférieure, le rôle de celle-ci étant de fouiller le sol dans lequel s'enfonce l'animal (voir p. 30). Pourtant, je ne me rends, à vrai dire, aucunement compte de l'avantage que peut présenter, mécaniquement, cette curieuse inversion des fibres musculaires.

Le péritoine est une couche cellulaire n'affectant qu'en fort peu de régions de la paroi du corps les caractères d'un épithélium régulier. Dans l'extrémité supérieure, ce ne sont guère que les tentacules dont la cavité est délimitée par une somatopleure bien nette, à noyaux aplatis. Quant au lophophore lui-même, la présence, dans sa cavité, de nombreuses travées conjonctivo-musculaires, insérées sur la paroi du corps, a pour effet une irrégularité très grande de la couche somatopleurale. Dans la région du tronc, la partie supérieure de la cavité du corps est également traversée par de nombreuses fibres musculaires radiaires, rattachant l'œsophage au tube musculo-cutané, d'où le caractère non épithélial du péritoine, qui se soulève au niveau de l'insertion de chacune de ces fibres, et se prolonge sur elles (fig. 3, Pl. 6). D'autre part, dans la région moyenne du tronc, ou région musculaire, caractérisée par le grand développement de la musculature longitudinale, subdivisée en faisceaux distincts (fig. 4, Pl. 6), le péritoine se présente, dans les intervalles des faisceaux, sous la forme de bourrelets cellulaires saillants vers l'intérieur, peuplés de noyaux ovalaires, tandis que, sur les faisceaux eux-mêmes, le péritoine n'est représenté que par quelques noyaux seulement, qui proéminent à la surface des faisceaux musculaires. Le corps protoplasmique des cellules dont ces noyaux dénoncent l'existence n'est pas reconnaissable. Chez *Ph. hippocrepia* (fig. 8, Pl. 3), dans la région moyenne du tronc, le péritoine se montre fréquemment sous l'aspect d'un tissu réticulé très peu serré, spumeux, au sein duquel sont noyés les faisceaux longitudinaux. Les noyaux sont disséminés dans ce tissu, qui présente des condensations correspondant aux espaces interfasciculaires. Cori a représenté (90, fig. 4, Pl. 26) ce tissu péritonéal alvéolaire de *Ph. hippocrepia* (*Kowalevskyi*), mais en bornant les noyaux aux bourrelets séparant les faisceaux. La présence de ce tissu péritonéal spumeux n'est pas constante chez *Ph. hippocrepia.*

Dans la paroi de l'ampoule, enfin, le péritoine se présente sous la forme d'une couche cellulaire continue, dont les noyaux ovalaires proéminent assez fortement (fig. 9, Pl. 3, fig. 3 et 4, Pl. 5).

La couche péritonéale pariétale, ou somatopleure, si peu distincte dans la plus grande

partie de son étendue, se réfléchit dans les deux feuillets du diaphragme, ainsi que dans les deux feuillets constitutifs des mésentères longitudinaux, par l'intermédiaire desquels elle est en continuité avec la splanchnopleure, feuillet péritonéal à caractère épithélial bien accusé.

4. Système nerveux.

Kowalevsky (67) a le premier reconnu, dans la concavité du lophophore, entre la bouche et l'anus, l'existence d'un épaississement épidermique, dans lequel il a soupçonné un centre nerveux (67 *g*, fig. 7, Pl. 1).

Caldwell (82) a montré que le système nerveux des *Phoronis*, entièrement épidermique, se compose d'un anneau «post-oral», suivant la base des tentacules et laissant l'anus en dehors. Il reconnut en outre l'existence d'une paire d'organes, considérés comme sensoriels, «ciliated pits», situés dans la concavité du lophophore, de part et d'autre de l'anus. Enfin, il découvrit un cordon nerveux logé dans la profondeur de l'épiderme et qui, partant de la portion médio-dorsale [post- buccale] de l'anneau, suit le côté gauche du corps dans les deux tiers de sa longueur.

Benham (89) n'a reconnu que la portion antérieure de l'anneau «post-oral» décrit par Caldwell, attendu qu'il dit que la nappe nerveuse de l'épistome est la seule partie dorsale du système nerveux, et que le système nerveux est principalement ventral. [Pas plus que Masterman (96[1], p. 62) je ne comprends cette assertion.] Benham pense qu'il n'y a nulle part de concentration constituant un ganglion (p. 134). Cet auteur a, d'autre part, observé, comme partant du niveau du «nerve band», deux cordons longitudinaux dans la paroi du tronc, au lieu du nerf asymétrique de Caldwell. Il considère comme glandulaires les organes signalés par Caldwell sous le nom de «ciliated pits».

Cori (90) vérifia l'existence d'un nerf circulaire, périœsophagien, tel que l'avait décrit Caldwell, tout en y distingant un renflement ganglionnaire, situé dans la concavité du lophophore, immédiatement en avant de la papille anale. En ce qui concerne le nerf latéral découvert par Caldwell, Cori l'a retrouvé, du côté gauche seulement, commençant, pense-t-il, un peu en dessous des néphridies et s'étendant environ à travers la moitié de la région moyenne du tronc (90, p. 551). Quant aux organes désignés par Caldwell sous le nom de «ciliated pits», Cori les a retrouvés chez *Ph. psammophila*, chez laquelle ces «organes lophophoraux» (Lophophororgane) peuvent toutefois manquer. Cori ne s'est pas prononcé catégoriquement sur leur fonction, bien qu'il paraisse disposé à admettre que celle-ci soit au moins partiellement glandulaire.

Nerf circulaire et ganglion. — Le nerf périœsophagien, ou nerf circulaire [post-oral nerv-ring, Caldwell (82), nerve-band, Benham (89), Ringnerv, Cori (90)] consiste en un épaississement épidermique annulaire, dont la situation correspond à l'insertion parié-

tale du diaphragme, c'est-à-dire à la limite entre le tronc et le lophophore. Le plan déterminé par le nerf circulaire est, non pas exactement transversal par rapport au grand axe du corps de l'animal, mais oblique de haut en bas et d'arrière en avant. (Il en résulte que, sur les séries de coupes transversales, suivies de haut en bas, comme le sont toutes celles que j'ai représentées dans mes figures, on rencontrera successivement la partie postérieure, puis les parties latérales, et enfin la partie antérieure du nerf circulaire.) La portion postérieure de ce nerf est fortement refoulée en avant par la papille anale, située en dehors de lui. En somme, le nerf circulaire suit, inférieurement et extérieurement, la base des tentacules. La partie postérieure médiane (ou médio-dorsale) du nerf, située au centre de la concavité du lophophore, immédiatement en avant de la papille anale, qui la surplombe, constitue le ganglion, peu différencié d'ailleurs du restant de l'anneau nerveux.

Les rapports du nerf circulaire se reconnaissent particulièrement bien sur des coupes sagittales médianes, telles que celle représentée fig. 26, Pl. 4, qui intéresse le ganglion, situé à la base de la papille anale (cf. fig. 27, Pl. 4). Sur la fig. 14, Pl. 3, coupe frontale, on reconnaît également le ganglion, ainsi que les parties latérales, droite et gauche, du nerf circulaire (cf. fig. 15, Pl. 3), répondant à l'insertion pariétale du diaphragme. Enfin, dans les séries de coupes transversales, les fig. 9 à 12, Pl. 2 (*Ph. hippocrepia*), les fig. 11 à 14, Pl. 4 (*Ph. psammophila*) et les fig. 10 à 14, Pl. 5 (*Ph. Sabatieri*), montrent aussi le nerf circulaire, le ganglion se trouvant, chaque fois, sur la première des figures énumérées. Il est facile de se rendre compte, en suivant ces figures, que le nerf circulaire représente le pourtour d'un croissant, attendu qu'il se compose de deux arcs à convexité antérieure l'un et l'autre: un grand arc externe, entourant la bouche en avant et sur les côtés, et un petit arc interne, post-buccal. L'arc interne, dans la concavité duquel se trouve la papille anale, se continue de part et d'autre de celle-ci avec l'arc externe. Le ganglion n'est pas autre chose que la partie médiane de l'arc interne.

Les détails de structure du nerf circulaire de *Ph. hippocrepia* se voient sur les fig. 7 et 15, Pl. 3, la première empruntée à une coupe transversale telle que la fig. 12, Pl. 2, la seconde à une coupe frontale telle que la fig. 14, Pl. 3. Ces figures permettent de reconnaître que le nerf circulaire est logé dans la profondeur de l'épiderme, au contact de la membrane basale, très épaisse à ce niveau, et qu'il consiste en une couche de substance fibrillaire sans noyaux, les fibrilles, circulaires, étant coupées suivant leur longueur sur la coupe transversale fig. 7, Pl. 3 et en travers sur la coupe frontale fig. 15, Pl. 3. Sur l'une et l'autre figure, on constate l'existence de grosses fibres perpendiculaires à la surface de l'épithélium, qui traversent toute l'épaisseur de la couche nerveuse et arrivent au contact de la basale. Il me paraît que ces fibres constituent les prolongements, peut-être nerveux, de certaines cellules épithéliales superficielles; cette interprétation est aussi celle de Benham (89, p. 134). C. Schneider (02, fig. 192, p. 139) considère ces fibres comme «Stützfasern der Deckzellen». Pourtant, je n'ai pas pu constater d'une façon certaine leur continuité avec les cellules épidermiques.

Le nerf circulaire de *Ph. psammophila* ne se distingue guère, histologiquement, de celui de *Ph. hippocrepia*. Sur la fig. 28, Pl. 4 (qui représente une portion de la coupe transversale dont la fig. 13, Pl. 4 donne l'ensemble) on voit une petite portion du nerf circulaire, montrant fort bien les fibres perpendiculaires à la surface de l'épiderme, ramifiées au voisinage de la membrane basale, ces fibres apparaissant, mieux encore que chez *Ph. hippocrepia*, comme des prolongements des cellules épidermiques superficielles.

Le ganglion, ou portion médio-dorsale du nerf circulaire, est situé dans la concavité du lophophore, entre la bouche et l'anus, immédiatement en avant de la papille anale, qui le surplombe, comme le montre la coupe sagittale médiane fig. 26, Pl. 4.

E. Schultz (03[1]) a décrit que, lors de la régénération du lophophore, le ganglion se forme par invagination (p. 406), et il pense que, chez *Ph. Mülleri*, le ganglion est, pendant toute la vie, creusé d'une dépression centrale, dont il qualifie l'entrée de «neuropore» (*n. p.* fig. 5 à 7, Pl. 28). En réalité, *Ph. Mülleri* ne me paraît pas différer sensiblement, quant au ganglion, de *Ph. psammophila*, à tel point que la fig. 6, Pl. 28 (*Ph. Mülleri*) de Schultz (03[1]) est directement comparable à ma fig. 26, Pl. 4 (*Ph. psammophila*). Je ne vois, quant à moi, dans la dépression qui, aux yeux de Schultz, fait du ganglion de *Ph. Mülleri* un organe creux, qu'un pli largement ouvert sur les côtés, séparant la base de la papille anale de la face dorsale du lophophore. C'est dire que je n'admets absolument pas que le ganglion des *Phoronis* puisse être considéré, même très théoriquement, comme tubulaire, ainsi que tend à le présenter Schultz.

En ce qui concerne la structure du ganglion, la fig. 27, Pl. 4, portion de la coupe sagittale représentée sur la figure précédente, montre qu'il correspond à une différenciation de l'épithélium tapissant la concavité du lophophore, se continuant immédiatement en arrière avec l'épithélium cylindrique très élevé de la papille anale, dont le ganglion est assez mal délimité. A la surface, le ganglion est tapissé par des cellules cylindriques peu différentes de celles qui constituent le revêtement épidermique de la concavité du lophophore. Dans la profondeur, le ganglion comprend une grosse masse de substance fibrillaire, formant un cordon finement ponctué à la coupe transversale (fig. 27, Pl. 4), libre de noyaux, alors que de gros noyaux, apparemment de cellules ganglionnaires, s'observent en arrière de la substance ponctuée. La fig. 27, Pl. 4 montre en outre la coupe transversale du nerf latéral, dont il sera question plus loin.

La fig. 26, Pl. 4 est directement comparable à la fig. 20, Pl. 25, de Cori (90), qui en diffère seulement par le fait que, la papille anale y étant beaucoup moins saillante, celle-ci ne surplombe pas le ganglion, comme elle le fait sur ma fig. 26, Pl. 4. La figure de Cori montre très clairement les cellules ganglionnaires, beaucoup mieux que je ne les ai jamais vues moi-même. Il semble bien que ces cellules ne se trouvent que dans la portion médio-dorsale du nerf circulaire, ce qui justifie le nom de ganglion attribué par Cori à ce renflement nerveux.

Le nerf latéral. — Ce nerf a été découvert par CALDWELL (82), qui en parle comme d'un cordon émergeant de la région médio-dorsale du nerf circulaire (= ganglion) et suivant, dans la profondeur de l'épiderme, le côté gauche sur les deux tiers de sa longueur. L'auteur anglais dit que l'intérieur de ce cordon est occupé par un tube apparemment creux, rappelant les fibres géantes des Chétopodes (p. 372). CALDWELL s'est donc trouvé en présence d'une espèce [il ne dit pas laquelle, mais je suppose que c'était *Ph. psammophila*] ne possédant qu'un nerf latéral, gauche.

BENHAM (89) dit qu'il n'a d'abord pas reconnu, chez *Ph. australis*, le «subneural tube», mais qu'il en a ensuite observé deux, un de chaque côté du corps. Chacun part du niveau du «nerve-band» (nerf circulaire) et court dans la paroi du tronc au voisinage de l'insertion sur celle-ci du mésentère latéral. BENHAM n'a pu reconnaître, dans cette structure, aucune substance ponctuée nerveuse, de sorte qu'il est resté dans le doute au sujet de la nature et de la signification de ces tubes (p. 134).

CORI (90) a reconnu le nerf latéral, du côté gauche seulement, chez *Ph. psammophila*. Il le représente aussi chez *Ph. Kowalevskyi*, en *Ln*, fig. 7, Pl. 24. D'après lui, ce nerf, constituant, par sa structure, un cylindraxe de fort calibre, commencerait un peu en dessous des néphridies (ce qui veut dire qu'il serait sans rapports avec le nerf circulaire).

Chez *Ph. architecta*, il existe, d'après ANDREWS (90[1]) deux nerfs latéraux, dont le droit est rudimentaire. Ils se terminent l'un et l'autre au nerf circulaire (p. 449).

Enfin, chez *Ph. pacifica*, TORREY (01) expose que les deux nerfs latéraux, de longueur extrêmement inégale [le droit très court], se continuent l'un dans l'autre en arrière du ganglion, sans se fusionner, pense-t-il, avec le nerf circulaire (p. 287).

En ce qui me concerne, j'ai rencontré le nerf latéral, toujours à gauche, chez *Ph. psammophila*, *Ph. Sabatieri*, *Ph. architecta*, *Ph. Mülleri*, *Ph. gracilis* et *Ph. euxinicola*, mais il m'a été impossible de reconnaître son existence chez *Ph. hippocrepia* et *Ph. Kowalevskyi*. Bien entendu, tout ce que je puis en conclure, c'est que, s'il existe chez ces formes, il y est extrêmement rudimentaire, et d'un calibre encore inférieur à celui que CORI (90) lui a attribué, chez *Ph. Kowalevskyi*, dans sa fig. 7, Pl. 24.

J'ai trouvé le nerf latéral incomparablement plus développé chez *Ph. Mülleri* que chez aucune autre espèce. Chez *Ph. Mülleri*, le nerf latéral atteint un diamètre de 30 à 40 μ, et il occupe, dans la région moyenne du tronc (région musculaire) presque toute la hauteur de l'épiderme [03, fig. 21], dans lequel il est facilement reconnaissable, sous l'apparence d'un cordon clair.

Je pense que c'est en présence de cette formation que KÖLLIKER (64) s'est trouvé, quand il a dit: «In der unteren Mittellinie [?] findet sich ein *Längskanal* von Rosenkranzform oder stark buchtig, der im Kopfe blind endet, einen hellen Inhalt hat und seiner Bedeutung nach gänzlich zweifelhaft blieb» (p. 243). [L'existence de ce canal clair — c'est peut-être à tort que KÖLLIKER lui attribue une situation médiane — jointe à plusieurs autres particularités, montre que la *Phoronis* trouvée par KÖLLIKER à Millport n'était pas, comme il l'a supposé,

Ph. hippocrepia ou *Ph. gracilis;* il me paraît très probable que ce devait être *Ph. Mülleri*, alors inconnue.]

Chez *Ph. psammophila* et *Ph. Sabatieri*, le diamètre du nerf latéral, dans sa partie la plus développée, c'est-à-dire dans la région moyenne du corps, ne dépasse guère 10 μ. Il atteint exceptionnellement 20 μ chez les grands exemplaires. Chez *Ph. gracilis*, ce diamètre ne dépasse pas 5 μ.

J'ai dit que, chez toutes les espèces où je l'ai reconnu, je n'ai trouvé le nerf latéral que du côté gauche, et c'est dans ces conditions que le montrent la plupart des figures de coupes transversales du tronc données ci-après. Pourtant, *Ph. Sabatieri* m'a fourni l'occasion d'observer deux exceptions intéressantes: dans un cas, chez un exemplaire de Cette, j'ai constaté l'existence de deux nerfs latéraux, parfaitement symétriques, le droit étant même plus développé que le gauche (fig. 18, Pl. 5); dans un autre cas, chez un exemplaire de Lucrino, j'ai trouvé le nerf latéral présent à droite seulement (fig. 17, Pl. 5).

Ces observations, jointes à celles de Benham (89) qui a trouvé, chez *Ph. australis*, deux nerfs latéraux (également développés?), ainsi qu'à celles d'Andrews (90[1]) et de Torrey (01), qui ont rencontré, respectivement chez *Ph. architecta* et *Ph. pacifica*, indépendamment d'un nerf latéral gauche bien développé, un nerf latéral droit rudimentaire, montrent à l'évidence que le nerf latéral est un organe primitivement pair. Le manque, partiel ou total, du nerf droit, qui s'observe presque toujours, doit être considéré comme le résultat d'une atrophie marchant de pair avec cette particularité de l'organisation des *Phoronis* que leur tronc est fortement asymétrique, le côté droit étant beaucoup moins développé que le côté gauche. [Cette asymétrie se traduit encore par le fait que la musculature longitudinale du tronc est beaucoup plus forte à gauche qu'à droite et en outre par le fait que le vaisseau latéral et les organes sexuels se trouvent du côté gauche.]

En ce qui concerne les connexions du nerf latéral, Caldwell (82) est le seul auteur qui l'ait décrit comme émergeant de la région médio-dorsale du nerf circulaire, c'est-à-dire du ganglion. J'ai pu m'assurer qu'il en était bien ainsi, quoique le fait soit souvent fort difficile à reconnaître.

Suivons le nerf latéral de bas en haut, le cherchant d'abord sur une coupe transversale de la région moyenne du tronc, là où il est le plus développé et le plus facile à trouver. Une telle coupe (fig. 20, 21, Pl. 4, 16 à 18, Pl. 5), nous le montre immédiatement, sous la forme d'un espace circulaire clair siégeant dans la profondeur de l'épiderme, sa situation répondant à l'insertion du mésentère latéral; le plus souvent, il se trouve un peu en avant (oralement) de cette insertion. Plus haut, sur les coupes de la région supérieure ou œsophagienne du tronc, on retrouve le nerf latéral, avec un calibre très réduit, dans la même situation (fig. 18 et 19, Pl. 4, 15, Pl. 5). Remontant encore, on arrive, un peu en dessous des néphridies, en un point où l'on constate que le nerf latéral quitte la profondeur de l'épiderme pour s'isoler et se loger dans l'épaisseur de la substance de soutien, très développée à ce niveau (fig. 2, Pl. 5). Le nerf s'écarte de plus en plus de l'épiderme

(fig. 14, Pl. 5), pour s'appliquer sur la face interne, puis sur la face antérieure de la branche ascendante du canal urinaire correspondant [fig. 13, 12, Pl. 5, 17, Pl. 4 (1, Pl. 5), 16, 15, Pl. 4 (29, Pl. 4), 14, Pl. 4]. Pendant toute cette partie de son trajet, le nerf latéral est donc séparé de l'épiderme et court au sein de la substance de soutien. Plus haut encore, au niveau du fond des replis épidermiques formant la limite antérieure de la papille anale, le nerf latéral rentre dans l'épiderme, et ce précisément dans la paroi antérieure du repli gauche (fig. 13 et 28, Pl. 4). Plus haut, cette paroi passe bien vite dans les portions postéro-latérales du nerf circulaire (fig. 12, Pl. 4) et de là au ganglion (fig. 11, Pl. 4). Le nerf latéral, à partir de sa rentrée dans l'épiderme du repli superficiel provoqué par la saillie de la papille anale, devient fort difficile à suivre sur les coupes transversales, attendu que, non seulement il pénètre dans le nerf circulaire, mais s'y poursuit jusqu'au ganglion. La coupe sagittale médiane, représentée par les fig. 26 et 27, Pl. 4, montre très clairement le nerf latéral dans la profondeur du ganglion, son calibre, bien que considérablement réduit à ce niveau, étant encore supérieur à 10 μ. Le nerf latéral s'arrête là, mais il m'a été impossible de constater un rapport de continuité entre lui et les cellules ganglionnaires; aussi puis-je seulement dire que ce nerf prend son origine au sein de la masse ganglionnaire, tout en considérant comme à peu près certain qu'il est en continuité directe avec elle.

Si nous voulons maintenant suivre le nerf latéral de haut en bas, nous dirons qu'il prend son origine dans le ganglion et se porte d'abord en dehors et en arrière à gauche, dans l'intérieur de l'anneau nerveux circulaire. au sein duquel il est très bien individualisé. Arrivé à la face antérieure de la branche ascendante de la néphridie gauche, il quitte l'épiderme, et pénètre dans la substance de soutien baignant le canal urinaire; il passe à la face interne de la branche ascendante de la néphridie et rentre dans l'épiderme à peu de distance en dessous de la courbure du canal urinaire, se poursuivant vers le bas dans la profondeur de l'épiderme, suivant l'insertion pariétale du mésentère latéral.

Le nerf latéral se prolonge très loin, suivant les deux tiers de la longueur du corps, d'après Caldwell (82), suivant la moitié de la région moyenne du tronc, d'après Cori (90). Quant à moi, je trouve que le nerf latéral se poursuit dans toute la longueur de la région moyenne du corps. Il est vrai qu'il a son maximum d'épaisseur vers le milieu de cette région, et qu'il diminue rapidement vers le bas, devenant difficile à distinguer, mais on peut parfois le suivre jusqu'à la partie inférieure de la région moyenne du tronc, là où la musculature longitudinale diminue beaucoup de hauteur, et où les coupes transversales rencontrent déjà la portion supérieure de l'estomac (fig. 19, Pl. 5). C'est dire que le nerf latéral descend au moins jusqu'au voisinage de l'ampoule terminale du tronc. Mais, quant à préciser plus exactement à quel niveau s'arrête inférieurement le nerf latéral, je ne le puis malheureusement pas, n'étant pas parvenu à éclaircir ce détail peut-être important. Ce qui est regrettable, c'est que, pas plus que mes devanciers, je n'ai donc pu reconnaître les rapports de l'extrémité inférieure du nerf en question.

Quant à la structure du nerf latéral, on a vu que, pour Caldwell (82) c'est un

cordon creusé d'un tube rappelant les fibres géantes des Chétopodes. Parlant de ce nerf, LANG (88[1], p. 225), se basant apparemment sur les observations de CALDWELL, dit qu'il est «von einer Röhre (Notochord?) durchzogen», sans que cette hypothèse, d'après laquelle le nerf latéral renfermerait l'homologue d'une notochorde soit d'ailleurs développée [peut-être «Notochord» devrait-il être remplacé par «Neurochord»]. BENHAM (89) n'a pu reconnaître aucune structure fibrillaire dans ce cordon, qu'il compare à son tour aux fibres géantes des Lombrics. CORI (90) a exprimé l'opinion que le nerf latéral n'est rien d'autre qu'un puissant cylindraxe entouré d'une gaîne bien développée (p. 551). Sa fig. 22, Pl. 25, représentant la coupe transversale de ce nerf, ne montre aucune indication d'une subdivision en fibrilles du contenu de la gaîne. ANDREWS (90[1]), par contre, a attribué au nerf latéral une «finely fibrillated or perhaps only coagulated structure» (p. 449). Nouvellement, enfin, SCHULTZ (03[1]), parlant d'une dégénérescence du nerf latéral, consécutive à l'amputation de l'extrémité supérieure, admet que le cylindraxe latéral est composé de plusieurs fibres nerveuses (p. 407).

D'après mes observations, la structure du nerf latéral est exactement telle que l'a décrite CORI (90): il se présente sous l'aspect d'un tube, logé dans la profondeur de l'épiderme, au contact de la basale. La paroi du tube est constituée par une gaîne fibro-membraneuse, formée de plusieurs couches emboîtées, sur laquelle se voient des noyaux très aplatis et incurvés (fig. 27, Pl. 4). Quant au contenu du tube, il est clair et homogène, non fibrillaire; il apparaît généralement comme plus ou moins contracté sur les coupes et se présente souvent sous l'aspect d'un coagulum. Il semble donc très peu consistant, pour ne pas dire semi-fluide.

Avec CORI (90), je ne puis voir dans le nerf latéral autre chose qu'un puissant cylindraxe atténué à ses deux extrémités. Il serait donc le prolongement d'une seule cellule ganglionnaire, et cela d'une cellule nerveuse du ganglion central.

D'après SCHULTZ (03[1]), lors de la régénération de l'extrémité supérieure, c'est du ganglion reconstitué que procède un nouveau cylindraxe, destiné à remplacer, à l'intérieur de sa gaîne, l'ancien contenu dégénéré (p. 408).

Le nerf latéral, dans cette hypothèse, serait un nerf réduit à une seule fibre géante, entourée d'une gaîne cellulaire protectrice. C'est une formation nerveuse qui rappelle incontestablement les fibres géantes des Chétopodes, ainsi que CALDWELL (82) l'a déjà remarqué.

Les rapports du nerf latéral à son extrémité inférieure étant encore absolument obscurs, la fonction de ce nerf reste tout à fait problématique. Il est à remarquer que la fonction des fibres géantes des Chétopodes a été également fort discutée, et que FRIEDLÄNDER[1]) a été conduit à supposer que leur rôle pourrait bien être en rapport avec les contractions brusques que les animaux les possédant sont en état d'effectuer. Tout nouvellement, EISIG[2]) a adopté cette opinion.

---

1) FRIEDLÄNDER, R., Über die markhaltigen Nervenfasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1889.

2) EISIG, H., *Ichthyotomus sanguinarius*. Fauna Flora Golf. Neapel 28. Monogr. 1906 p. 290.

Les nerfs tentaculaires, déjà reconnus par Benham (89) et par Cori (90), consistent en quelques fibrilles courant dans la profondeur de l'épiderme recouvrant la face interne des tentacules (le long du vaisseau tentaculaire). Benham dit que les nerfs tentaculaires partent du «nerve-band», c'est-à-dire du nerf circulaire (p. 133). En réalité, les nerfs tentaculaires sont en continuité directe avec la nappe nerveuse siégeant dans la profondeur des parois oesophagienne et épistomienne, mais les rapports entre cette partie du système nerveux (propre aux organes de la préhension des aliments) et le système nerveux central ne sont pas reconnus, bien qu'il soit difficile de mettre en doute que de semblables rapports doivent exister.

Rien n'est connu de l'innervation du système musculaire ou du système circulatoire; et pourtant ces deux systèmes doivent être au moins relativement bien innervés, à en juger par les contractions brusques par lesquelles l'animal répond au moindre dérangement et par le jeu compliqué de son appareil sanguin.

Benham (89) a signalé une paire de branches allant du nerf circulaire aux néphridies (p. 133). Peut-être s'est-il trouvé en présence des portions initiales des nerfs latéraux, dont les rapports avec les néphridies ont été indiqués.

Organes lophophoraux. — Il s'agit ici d'une paire d'organes épithéliaux, situés dans la concavité du lophophore, et déjà observés par Dyster (58) chez *Ph. hippocrepia.* Caldwell (82) les a considérés comme sensoriels, et désignés sous le nom de «ciliated pits». A son tour, Mc Intosh (88), chez *Ph. Buskii*, leur suppose une fonction sensorielle (p. 21). Il les désigne sous le nom de «ciliated hypodermic organs» et leur décrit une cavité, s'ouvrant d'une part à l'extérieur et d'autre part dans la cavité postérieure du corps (chambre anale de la cavité du tronc?). Masterman (96[1], p. 62) mentionne également l'existence d'une paire de «pores collaires» débouchant de la cavité lophophorale à la base des organes en question.

D'autre part, chez *Ph. australis*, Benham (89) mit en doute la fonction nerveuse des organes lophophoraux. Il leur supposa une fonction glandulaire, d'où le nom de «lophophoral glands» qu'il leur a appliqué. Il les a également observés chez *Ph. Kowalevskyi* (fig. 12).

Cori (90) a retrouvé les organes lophophoraux chez *Ph. psammophila*, tout en constatant qu'ils manquent souvent totalement, et sont de forme très variable. Bien qu'il soit resté indécis sur leur fonction, il les qualifie de «Sinnesorgane» (p. 553).

Andrews (90[1]) a observé, chez *Ph. architecta*, des organes lophophoraux absolument semblables à ceux de *Ph. psammophila.* En ce qui concerne leur fonction, il a supposé qu'ils interviendraient dans la construction du tube, peut-être pour recueillir des grains de sable et les fixer sur le tube (p. 448).

Chez *Ph. pacifica*, enfin, Torrey (01) dit que les organes lophophoraux peuvent être présents ou absents, et sont très variables dans leur forme.

Comme on le voit par cet exposé, des organes épidermiques particuliers ont été observés dans la concavité du lophophore de presque toutes les espèces. Je les ai moi-même ren-

contrés chez *Ph. hippocrepia*. *Ph. Kowalevskyi*, *Ph. psammophila*, *Ph. Sabatieri*, *Ph. architecta*, *Ph. Mülleri* et *Ph. euxinicola*. Mais je ne les ai pas trouvés chez *Ph. gracilis* (ce qui, bien entendu, ne prouve aucunement qu'ils manquent toujours chez cette espèce).

Les organes lophophoraux se présentent sous deux formes bien distinctes. La première, plus simple, se rencontre chez *Ph. hippocrepia*, *Ph. Kowalevskyi* (je suppose aussi *Ph. Ijimai*), *Ph. Buskii* et *Ph. australis*, tandis que la seconde, plus compliquée, s'observe chez *Ph. psammophila*, *Ph. Sabatieri*, *Ph. architecta*, *Ph. Mülleri* et *Ph. euxinicola*. Chez *Ph. pacifica*, Torrey (01) dit s'être trouvé en présence d'individus dont les organes lophophoraux rappelaient ceux de *Ph. australis*, tandis que, chez d'autres, les organes lophophoraux ressemblaient à ceux de *Ph. psammophila* et de *Ph. architecta*.

Il faut donc examiner séparément les organes lophophoraux de *Ph. hippocrepia* (servant de type à la première série) et ceux de *Ph. psammophila* (type de la seconde série).

Chez *Ph. hippocrepia*, les organes lophophoraux sont représentés par une paire de protubérances épidermiques, siégeant de part et d'autre du ganglion, dans la concavité du lophophore. La coupe frontale fig. 14, pl. 3 montre ces organes coupés suivant leur longueur, tandis que les coupes transversales, suivies de haut en bas, fig. 5 à 7, Pl. 2, les intéressent transversalement. Comme on le voit particulièrement bien par la fig. 6, Pl. 2, ainsi que par la fig. 10, Pl. 3 (détails d'une coupe peu distante de celle de la fig. 6, Pl. 2), les organes lophophoraux consistent essentiellement en un épaississement considérable de l'épiderme tapissant, dans leur partie inférieure soudée, les tentacules de la rangée interne (post-buccale). Les trois ou quatre tentacules avoisinant immédiatement le plan médian (les derniers formés) ne participent pas à la formation des organes lophophoraux. (Il me paraît certain que l'épaississement épidermique doit les gagner successivement.) Cet épaississement s'accompagne de la production d'une duplicature qui, partant du point où l'épithélium épaissi se continue avec l'épithélium non épaissi, s'incurve en arrière, puis en dehors, de façon à déterminer, dans la portion de l'organe lophophoral avoisinant le plan médian, un repli ouvert en dehors. Vers le sommet de cette partie proéminante de l'organe lophophoral, le repli se transforme en une cavité complètement close sur les coupes transversales (fig. 5, Pl. 2, à droite). Vers le bas, par contre, la cavité de l'organe lophophoral n'est plus représentée que par un sillon de moins en moins profond, correspondant exactement au pore urinaire du même côté. Les organes lophophoraux sont donc formés d'une partie appliquée contre la base des tentacules de la rangée interne, constituée par l'épiderme épaissi de ces tentacules, et d'une partie proéminante dans la concavité du lophophore, constituée par une duplicature de cet épithélium, délimitant une cavité qui s'ouvre largement à l'extérieur par une fente occupant le bord externe de la partie proéminante. Celle-ci est uniquement constituée par la duplicature épidermique; en effet, l'épiderme épaissi qui délimite la cavité de la protubérance est immédiatement recouvert, à sa face profonde, par l'épiderme non épaissi tapissant la surface de la protubérance, sans interposition d'éléments mésodermiques. La portion saillante de l'organe lophophoral ne s'élève qu'à une faible hauteur, son sommet restant en dessous du niveau

auquel les tentacules s'individualisent (fig. 5, Pl. 2). Quant à la portion de l'organe qui consiste simplement en un épaississement du revêtement épidermique de la base des tentacules internes, elle s'élève jusqu'au niveau où ces tentacules se séparent les uns des autres, l'épaississement épidermique se prolongeant généralement sur la partie inférieure de la face interne de l'un des tentacules avoisinant le point où la rangée interne se continue avec la rangée externe (en fig. 3, Pl. 2).

Quant à la structure des organes lophophoraux de *Ph. hippocrepia*, la fig. 10, Pl. 3 montre que leur portion appliquée à la face postérieure des tentacules internes, constituée par l'épiderme épaissi de ces tentacules, se compose d'un épithélium cylindrique très élevé, à noyaux allongés, disposés à des niveaux différents. Cet épithélium est fortement cilié. Dans la profondeur, il se continue avec les lamelles ectodermiques occupant le milieu des cloisons intertentaculaires. La portion saillante des organes lophophoraux est constituée, en son intérieur, par l'épithélium épaissi, différant ici de ce qu'il est dans le reste de l'organe, en ce que les noyaux allongés n'occupent que sa partie superficielle, tandis que sa profondeur est peuplée de noyaux arrondis. A sa surface, la portion saillante des organes lophophoraux est tapissée par un épithélium cubique, à noyaux arrondis, ne différant pas de l'épithélium de revêtement de la face anale des tentacules internes, là où il n'est pas modifié. Vers l'endroit où elle se rattache aux tentacules, la couche interne de la partie saillante de l'organe a sa profondeur occupée par des fibres apparemment nerveuses; celles-ci sont en rapport, d'une part avec les cellules de l'épithélium tapissant la cavité de l'organe et d'autre part avec le ganglion, situé, comme on l'a vu, immédiatement entre les deux organes (fig. 14, Pl. 3).

Chez *Ph. psammophila*, les organes lophophoraux sont beaucoup plus développés et plus compliqués que chez *Ph. hippocrepia*. L'extrémité supérieure représentée fig. 6, Pl. 1 permet de se rendre compte combien leur volume est relativement considérable.

Les fig. 2 à 7, Pl. 4 sont empruntées à une série de coupes transversales, suivies de haut en bas, dans une extrémité supérieure portant des organes lophophoraux bien développés. La fig. 7, extrêmement démonstrative, montre, correspondant aux pores urinaires, deux duplicatures de l'épiderme tapissant la concavité du lophophore, le feuillet interne de ces duplicatures étant constitué par un épithélium épais, recouvert par un épithélium mince, feuillet externe de la duplicature. Sur la fig. 6, les duplicatures sont beaucoup plus accusées, en même temps que l'épithélium interne, délimitant une cavité encore ouverte à ce niveau, s'est fortement épaissi. Cette portion inférieure des organes lophophoraux de *Ph. psammophila* rappelle absolument la portion proéminante des organes lophophoraux de *Ph. hippocrepia*, ainsi que le montre la comparaison des fig. 6, Pl. 2, et 6, Pl. 4. Sur la fig. 5, Pl. 4, la cavité de la portion basale de l'organe droit s'ouvre encore à l'extérieur, tandis que la cavité de l'organe gauche apparaît close à ce niveau. Sur la fig. 4, Pl. 4, on coupe le sommet des portions basales des deux organes, celui de gauche se trouvant complètement libre à ce niveau, tandis que le droit est encore rattaché aux tentacules internes par son bord latéral. On constate que l'épaississement de l'épithélium tapissant la face anale des tentacules internes ne s'arrête pas

avec les portions basales des organes lophophoraux, mais se continue en deux masses affectant la forme d'un U à la coupe transversale, la concavité de l'U étant tournée en avant et en dedans. A leur base, ces portions des organes lophophoraux sont unies aux tentacules internes, comme on le voit sur la fig. 3, Pl. 4, tandis que, plus haut, ils s'en libèrent de plus en plus et finalement complètement (fig. 2, Pl. 4). Cette portion des organes lophophoraux a la forme d'une massue creusée d'un profond sillon suivant son bord antéro-interne, le sillon se transformant en une cavité close vers le haut. Ici, comme dans sa portion basale, l'organe lophophoral est constitué par un épithélium très épais, interne, se continuant avec un épithélium mince qui le recouvre extérieurement, sans interposition d'aucun élément mésodermique. L'organe lophophoral de *Ph. psammophila*, si volumineux et compliqué qu'il soit, n'est donc rien de plus qu'une duplicature de l'épiderme tapissant la concavité du lophophore et la face anale des tentacules internes, le feuillet interne de la duplicature étant fortement épaissi et modifié dans ses caractères histologiques.

L'organe lophophoral de *Ph. psammophila* se compose, en définitive, d'une petite portion basale (correspondant à la seule portion saillante des organes lophophoraux de *Ph. hippocrepia*) et d'une portion beaucoup plus développée, en forme de massue creusée d'un sillon profond, dont l'extrémité inférieure, élargie, loge la portion basale. La forme exacte et le degré de développement de l'organe varient considérablement d'un individu à l'autre.

La structure des organes lophophoraux de *Ph. psammophila* est bien mise en évidence par la fig. 5, Pl. 5, portion d'une coupe transversale intermédiaire entre les fig. 2 et 3, Pl. 4. La fig. 5, Pl. 5 montre l'organe dans ses rapports avec un tentacule. On constate que l'organe se compose d'une très épaisse couche épithéliale interne, apparaissant comme une différenciation du revêtement épidermique de la face externe des tentacules internes, cette couche épaisse se réfléchissant en un épithélium cubique relativement très mince, tapissant la face profonde de la couche interne et se continuant avec l'épiderme qui recouvre les faces latérales des tentacules. Cette couche de revêtement des organes lophophoraux ne présente pas de particularités histologiques intéressantes; sa surface est légèrement ciliée; ses noyaux sont aplatis. La couche épithéliale interne, dont l'épaisseur dépasse 65 μ, se compose de trois assises distinctes, déjà décrites par Cori (90, p. 553): une couche superficielle de cellules cylindriques fortement ciliées, à noyau allongé et très chromatique, une couche de cellules à noyau arrondi ou ovalaire, beaucoup moins chromatique, et une couche de fibres nerveuses apparemment en rapport avec les cellules à noyau clair. Cette couche fibrillaire nerveuse se poursuit, dans la profondeur de la couche interne de l'organe lophophoral, jusqu'au ganglion, exactement comme chez *Ph. hippocrepia*.

Cori (90), tout en reconnaissant la ressemblance des cellules à noyau clair avec des cellules ganglionnaires, se prononce en faveur de la nature glandulaire de ces cellules. Il a constaté (observation que je n'ai pas pu vérifier clairement, mais dont l'exactitude ne me paraît pas douteuse), que les cellules à noyau clair, occupant la profondeur de l'épithélium interne, sont pourvues d'un prolongement superficiel, intercalé entre les cellules cylindriques

sus-jacentes, et par lequel elles atteignent la surface de l'épithélium (p. 553). Bien que, dans certains cas, ces cellules aient un contenu granuleux (ainsi dans la partie inférieure de la fig. 5, Pl. 5), de nature à faire penser que ces cellules seraient glandulaire, il me paraît que leur structure et leurs rapports sont ceux de cellules nerveuses, ganglionnaires ou, plus probablement, sensorielles. Leur prolongement superficiel, reconnu par Cori, représenterait dans ce cas leur terminaison périphérique.

La fonction des organes lophophoraux a fait l'objet de plusieurs hypothèses. Caldwell (82) les a considérés comme sensoriels, tandis que Benham (89) s'est prononcé en faveur de leur nature glandulaire. Andrews (90[1]) a supposé que ces organes joueraient un rôle dans la construction du tube habité par l'animal et serviraient à recueillir ou à fixer les grains de sable recouvrant ce tube [cette supposition est démentie par la manière dont les *Phoronis* bâtissent en réalité leur tube; voir p. 30]. Cori (90), enfin, tout en qualifiant les organes lophophoraux de «Sinnesorgane» (p. 553) paraît plutôt disposé à leur attribuer une fonction glandulaire (p. 554); mais il se pose aussi la question de savoir s'ils ne joueraient pas un rôle dans la fécondation (p. 559).

Toute hypothèse relative au rôle des organes lophophoraux aura à tenir compte du fait que l'existence de ces organes est loin d'être constante: à tout moment de l'année, les individus qui les possèdent ne sont qu'une minorité.

Le manque des organes lophophoraux chez un grand nombre d'individus peut s'expliquer par cette circonstance qu'une très forte proportion des *Phoronis* que l'on pêche ont certainement une extrémité supérieure régénérée (voir au paragraphe relatif à la régénération), ce qui permet de supposer que les extrémités supérieures sans organes lophophoraux sont justement des têtes régénérées depuis peu, sur lesquelles ces organes ne seraient pas encore réapparus.

Chez *Ph. psammophila* et *Ph. Sabatieri* [il en est probablement de même chez *Ph. architecta* et peut-être chez d'autres espèces], j'ai constaté que les organes lophophoraux manquent, de façon constante, chez les individus portant des embryons entre leurs tentacules, ce qui suppose un ovaire fonctionnel. La plupart des exemplaires possesseurs d'organes lophophoraux ont, au contraire, un testicule bien développé.

Si les organes lophophoraux manquent, comme tels, chez les individus porteurs d'embryons, ces individus sont caractérisés par une disposition spéciale (chez *Ph. psammophila* et *Ph. Sabatieri*), consistant, tout comme les organes lophophoraux, en un épaississement considérable de l'épiderme tapissant la concavité du lophophore, cet épaississement s'étendant sur toute la portion inférieure de la face anale des tentacules internes, de façon à constituer, de part et d'autre du plan médian, une sorte de poche incubatrice largement ouverte vers l'intérieur de la concavité lophophorale. Ces poches se voient très bien sur les coupes transversales des fig. 8, Pl. 4 et 7, Pl. 5, ainsi que sur les coupes longitudinales fig. 11 et 12, Pl. 6. Les détails de structure de l'épiderme épaissi, constituant ces poches, et les rapports de cet épiderme avec les tentacules se reconnaissent sur la fig. 2, Pl. 6 (portion d'une coupe passant plus haut que

celle dont la fig. 7, Pl. 5 donne l'ensemble). Les poches incubatrices sont délimitées par une membrane qui, sur la partie inférieure des tentacules internes, là où ils sont soudés complètement, apparaît simplement comme l'épiderme épaissi de leur face anale (fig. 1, Pl. 6, en bas); tandis que, plus haut (fig. 2, Pl. 6), les tentacules internes ne sont plus rattachés les uns aux autres directement, mais bien par l'intermédiaire de la membrane soudée à leur face anale. Cette membrane est constituée par deux feuillets: l'un, délimitant la poche incubatrice, n'est autre chose que l'épiderme fortement épaissi de la face anale des tentacules internes; l'autre est une couche épithéliale beaucoup plus mince, en continuité avec le revêtement des faces latérales des tentacules. Le bord supérieur de la membrane en question est entièrement libre des tentacules, tout comme le sont les organes lophophoraux; c'est ce que montre la coupe longitudinale fig. 12, Pl. 6. L'épithélium interne est fortement cilié; ses noyaux, allongés, sont très chromatiques et sa profondeur est occupée par une couche fibrillaire nerveuse. La structure de cette membrane et ses rapports rappellent donc énormément ceux des organes lophophoraux, ainsi que l'on s'en rendra compte par la comparaison des fig. 5, Pl. 5 et 2, Pl. 6. Aussi ne me paraît-il pas impossible qu'elle résulte d'une transformation de ces organes.

Le manque des organes lophophoraux, chez *Ph. psammophila* et *Ph. Sabatieri* est donc, dans certains cas du moins, dû à ce que ces organes ont fait place aux poches incubatrices. S'il était prouvé que ces espèces sont protérandriques (hypothèse soulevée plus loin, au paragraphe traitant des organes sexuels), il se pourrait qu'un même individu possédât des organes lophophoraux typiques au moment où il est fonctionnellement ♂, et perde ces organes, pour acquérir les poches incubatrices, lorsqu'il devient fonctionnellement ♀. Le rôle des poches incubatrices est évidemment de maintenir béant l'espace atrial (concavité du lophophore), dans lequel sont logés les embryons, et d'offrir un meilleur abri à ces derniers. La paroi des poches incubatrices doit d'ailleurs, à en juger par le développement de la substance fibrillaire nerveuse dans la profondeur de sa couche interne, être douée d'une sensibilité particulière.

Quant aux organes lophophoraux, leur rôle reste absolument énigmatique. Il ne me paraît pas que leur structure ait rien de glandulaire, et je pense que leur fonction doit être avant tout sensorielle. Placés comme ils le sont, il ne semble pas que ces organes puissent être directement tactiles; peut-être servent-ils à enrégistrer les ébranlements de l'eau, auxquels les *Phoronis* sont extrêmement sensibles, et avertissent-ils l'animal de l'approche de ses ennemis. Les rapports étroits qui existent entre les pores urinaires et la portion inférieure des organes lophophoraux, les pores urinaires débouchant à la base même du sillon qui, plus haut, se transforme en la cavité de l'organe lophophoral, ont sans doute leur raison d'être, qui nous échappe. La présence des organes lophophoraux paraissant surtout fréquente chez les animaux à testicule, et ne s'observant jamais chez les animaux porteurs d'embryons (*Ph. psammophila*, *Ph. Sabatieri*), j'ai, tout comme CORI (90), envisagé l'hypothèse que ces organes joueraient un rôle dans la fécondation (réceptacles séminaux?), mais je n'ai rien observé qui vint à son appui. La fonction des organes lophophoraux reste donc à déterminer.

5. Cavités du corps.

Caldwell (82) a le premier reconnu l'existence d'un septum [diaphragme], dont l'insertion pariétale correspond au nerf circulaire, tandis qu'il s'insère d'autre part à l'œsophage, ce septum subdivisant la cavité du corps en deux régions: la «cavité de l'épistome et des tentacules» [cavité lophophorale] et la cavité du tronc. D'autre part, Caldwell a distingué plusieurs mésentères dans la cavité du tronc, partageant celle-ci en plusieurs chambres: un mésentère ventral, rattachant la face externe des deux branches de l'anse digestive à la paroi du corps, et deux mésentères latéraux, rattachant les faces latérales de l'estomac [branche descendante du tube digestif] à la paroi du corps; d'où formation de trois chambres: deux antérieures et une postérieure. Enfin, Caldwell a admis que, un peu en dessous des tentacules, il se produit une connexion secondaire importante: l'intestin [branche ascendante du tube digestif] s'attache au mésentère latéral gauche, le divisant en deux parties, dont l'une réunit l'une à l'autre les deux branches de l'anse digestive, tandis que l'autre rattache l'intestin à la paroi du corps. De là résulte que la chambre postérieure de la cavité du tronc est, dans la plus grande partie de sa longueur, subdivisée en deux.

Benham (89) a précisé les rapports du septum [diaphragme], en disant que cette cloison, en forme de voûte, est traversée par l'œsophage, tandis que le rectum est situé en dehors d'elle. Pour cet auteur comme pour Caldwell (82) la cavité supraseptale [lophophorale] se continue dans les tentacules et l'épistome. Il comprend les mésentères à la manière de Caldwell.

Cori (90) a, lui aussi, reconnu une subdivision principale, assurée par le diaphragme, en deux parties: la cavité de la couronne tentaculaire, — commune au lophophore, à l'épistome et aux tentacules — et la cavité du tronc. Quant aux mésentères du tronc, Cori les a compris tout autrement que Caldwell (82). Pour Cori il existe un mésentère principal [médian] et deux mésentères latéraux. Le mésentère principal se compose de deux parties: l'une, correspondant à la concavité de l'anse digestive, réunit entre elles les deux branches de cette anse; l'autre, insérée suivant la convexité de l'anse [mésentère ventral de Caldwell], rattache les deux branches de celle-ci à la paroi du corps. Quant aux mésentères latéraux, le droit rattache la branche descendante et le gauche la branche ascendante du tube digestif à la paroi du corps. Cori (p. 532) pense que son interprétation des mésentères s'accorde mieux avec les faits ontogénétiques que celle de Caldwell, opinion sur laquelle j'aurai à revenir.

Masterman (96[1]) a admis que le corps des *Phoronis* se subdivise en trois segments, l'épistome, la région tentaculaire (collar) et le tronc, ayant chacun des cavités distinctes, séparées les unes des autres par des «mésentères» (p. 59 et 62). Pourtant, la cavité de l'épistome serait en communication, par un petit pore de chaque côté, avec la cavité collaire (p. 62). Il est juste de dire que Masterman (97) paraît avoir, dans la suite, abandonné l'idée

que les *Phoronis* adultes accuseraient une segmentation en trois. Il a admis, en effet, que l'adulte perd le lobe préoral (97, p. 336), aussi qualifié de protomère (p. 364), d'où l'on peut conclure qu'il a renoncé à voir, dans l'épistome, un segment séparé, logeant une cavité distincte.

Cette idée de la segmentation en trois des *Phoronis* a été nouvellement reprise par C. Schneider (02), pour lequel ces animaux sont des Trimeria; et cet auteur a publié l'image d'une coupe sagittale (fig. 279, p. 226), montrant la cavité du corps subdivisée en «procèle», «mésocèle» et «cœlome».

Nous envisagerons successivement le diaphragme et les cavités du corps qui se trouvent, d'une part, au dessus de lui, cavité lophophorale, et, d'autre part, en dessous de lui, cavité du tronc.

Le diaphragme [Septum, Caldwell (82), Benham (89); Diaphragma, Cori (90); «Dissepiment», C. Schneider (02, fig. 192, p. 139)] est une cloison transversale par rapport au grand axe de l'animal, dont l'insertion pariétale se fait suivant le nerf circulaire, autrement dit à la limite entre le lophophore et le tronc. Cette cloison est traversée par l'œsophage et, en arrière de celui-ci, par le vaisseau médian et les deux branches du vaisseau latéral.

Le plan déterminé par l'insertion pariétale du diaphragme n'est pas rigoureusement transversal, mais oblique de bas en haut et d'avant en arrière, ce qui se reconnaît le mieux sur les coupes sagittales (fig. 26, Pl. 4). D'après Benham (89), chez *Ph. australis* le diaphragme is «somewhat dome-shaped, with the concavity downwards» (p. 137), tandis que, d'après Cori (90), chez *Ph. psammophila*, le diaphragme représente la surface d'un tronc de cône oblique, à pointe inférieure (p. 529). La coupe sagittale fig. 26, Pl. 4 permet de reconnaître que, chez *Ph. psammophila*, l'insertion pariétale du diaphragme se fait plus haut que son insertion viscérale, ce qui confirme la description de Cori. Chez *Ph. hippocrepia*, par contre, je trouve que l'insertion pariétale du diaphragme (fig. 15, Pl. 3) se fait un peu plus bas que son insertion viscérale, ce qui est d'accord avec les données de Benham relatives à *Ph. australis*. Il semble donc que le diaphragme doive être considéré comme une cloison plus ou moins bombée, dont la concavité serait inférieure chez certaines espèces (*Ph. australis*, *Ph. hippocrepia*) et supérieure chez d'autres (*Ph. psammophila*).

Le diaphragme est traversé par l'œsophage, le vaisseau médian et les deux branches du vaisseau latéral, mais il ne paraît pas présenter d'orifices proprement dits, par lesquels la cavité lophophorale communiquerait avec la cavité du tronc. A vrai dire, Benham a parlé de l'existence, dans le diaphragme, de «larger and smaller spaces, lined by cells, which appear to place the supraseptal cavity in communication with the infraseptal cavity» (89, p. 137), mais ce passage, pas plus que la fig. 22 de l'auteur cité, ne me paraît bien décisif. Je n'ai, quant à moi, jamais observé aucun orifice dans le diaphragme; et pourtant je ne puis me prononcer formellement contre la possibilité de l'existence de perforations de cette cloison: j'ai, en effet, rencontré plusieurs exemplaires de *Ph. Sabatieri*

dont la cavité lophophorale était remplie de spermatozoïdes à différents états de développement, fait qui force presque à admettre, me semble-t-il, que les animaux en question doivent avoir présenté quelque solution de continuité dans leur diaphragme. Peut-être s'agissait-il d'une déchirure accidentelle.

Le diaphragme est constitué par deux feuillets mésodermiques, qui se réfléchissent dans le revêtement péritonéal, le supérieur de la cavité lophophorale et l'inférieur de la cavité du tronc. Entre ces deux feuillets se trouve une épaisseur plus ou moins grande de substance de soutien en continuité avec celle qui se trouve sous le péritoine pariétal et viscéral, où elle constitue une membrane basale. Cette substance de soutien est surtout développée chez *Ph. hippocrepia* (fig. 15, Pl. 3). Elle est homogène, sans cellules et apparemment douée d'une assez grande rigidité, en même temps que d'une certaine élasticité.

Benham (89) a décrit au diaphragme de *Ph. australis* une structure cartilagineuse, de petites cellules fusiformes se trouvant au sein d'une substance fondamentale dense, parfois fibreuse (p. 137). Cette description, qui a été confirmée par Masterman (96[1], p. 62), ne s'applique en aucune façon aux espèces que j'ai étudiées.

A la face inférieure du diaphragme prennent insertion les fibres musculaires longitudinales du tronc (fig. 15, Pl. 3), logées sous le revêtement péritonéal, tandis que de sa face supérieure partent des fibres musculaires traversant librement et en tout sens la cavité lophophorale (fig. 15, Pl. 6).

Le revêtement péritonéal des deux faces du diaphragme ne se distingue pas de ce qu'il est sur la paroi du corps. Quand les entonnoirs des néphridies s'étendent largement sous le diaphragme (voir à néphridies. p. 77), la portion du pavillon urinaire appliquée au diaphragme n'est pas autre chose qu'une étendue, considérablement modifiée dans ses caractères histologiques, de la couche péritonéale tapissant la face inférieure du diaphragme (fig. 12 et 15, Pl. 6, fig. 1, Pl. 7).

Cavité lophophorale. J'applique ce nom à toute la cavité du corps située au dessus du diaphragme. C'est, pour Caldwell (82) «the space in front of the septum, *i. e.* the body cavity in the epistome and the tentacles» (p. 373). C'est, pour Benham (89) «the supraseptal cavity, continued into the tentacles and epistome» (p. 137). C'est, encore, la «Tentakelkronenhöhle» de Cori (90), composée des «Lophophor- und Epistom- und den Tentakelhöhlen» (p. 529), «die unter einander in offener Communication stehen» (p. 533). Tous ces auteurs ont donc considéré la cavité de l'épistome comme une portion incomplètement séparée du reste de la cavité supraseptale. Par contre, Masterman (96[1]) a, au début, décrit la cavité de l'épistome comme séparée de la cavité «collaire», quoique communiquant avec celle-ci par l'intermédiaire d'une paire de petits pores (p. 62); mais il a ensuite abandonné cette idée que l'épistome des *Phoronis* représenterait un segment distinct (97, p. 336 et 364). D'autre part, C. Schneider (02) a représenté la cavité supraseptale comme complètement subdivisée en «procèle» et «mésocèle» (fig. 279, p. 226).

Nous allons d'abord porter notre attention sur cette question importante de savoir si la cavité de l'épistome constitue une cavité indépendante, ou bien si, au contraire, elle n'est qu'une portion incomplètement séparée de la cavité lophophorale.

Une coupe sagittale rigoureusement médiane, comme la fig. 26, Pl. 4 (*Ph. psammophila*) passe nécessairement entre les tentacules situés de part et d'autre du plan médian et, en l'absence de tentacule médian, ne rencontre aucun tentacule. Mais elle intéresse l'épistome, dont on voit la cavité se continuer insensiblement dans la portion postérieure de l'espace sus-diaphragmatique. C'est à cette portion de l'espace supraseptal, se prolongeant dans l'épistome, que C. Schneider donne le nom de «procèle». Sa fig. 279, montrant ce soi-disant procèle, renferme d'autre part un tentacule, tant en avant qu'en arrière de la bouche, ce qui indique que la coupe représentée n'est pas médiane. Voyons donc ce que montre une coupe longitudinale passant en dehors du plan médian, par exemple la fig. 12, Pl. 6, coupe longitudinale oblique (suivant la ligne *BB* du schéma fig. 10, Pl. 6). Cette coupe, laissant l'œsophage de côté, montre, elle aussi, la cavité de l'épistome se continuant dans la portion postérieure de l'espace sus-diaphragmatique, mais ce qu'elle montre de plus, c'est que cette portion postérieure de l'espace sus-diaphragmatique n'est aucunement séparée de la portion antérieure de cet espace. La cavité de l'épistome, qualifiée de procèle par C. Schneider (fig. 279) est donc en continuité avec le reste de l'espace sus-diaphragmatique, que cet auteur qualifie de mésocèle. Et pourtant, la fig. 279 de Schneider n'est aucunement inexacte! C'est un bon schéma d'une coupe sagittale latérale, mal interprété par son auteur, tout simplement. La coupe représentée par la figure en question étant encore très voisine du plan médian, et renfermant l'œsophage, cet organe sépare la portion postérieure (procèle) de la portion antérieure (mésocèle) de la cavité sus-diaphragmatique, alors que, sur les côtés de l'œsophage, ces deux portions soi-disant distinctes de la cavité supraseptale se continuent l'une dans l'autre (fig. 12, Pl. 6).

La fig. 279 de Schneider (02) montre une cloison, aussi développée que le diaphragme, séparant le «procèle» de la cavité des tentacules post-buccaux, considérée comme portion postérieure du «mésocèle». Cette cloison existe parfaitement; elle se reconnaît sur les coupes longitudinales, fig. 12 et 15, Pl. 6, ainsi que sur une quantité de coupes transversales que j'aurai à citer. Cette cloison, que je désignerai sous le nom de cloison lophophorale, paraît avoir complètement échappé aux anciens observateurs. Cori (90) lui-même ne la mentionne pas, bien qu'elle soit clairement visible sur l'une de ses figures, la fig. 2, Pl. 24. Cependant, quand cet auteur dit, p. 519: «Nach den Seiten hin geht die Epistomhöhle in die Höhle der Lophophorarme über», il est à présumer qu'il a reconnu que la cavité de l'épistome est séparée, en arrière, du reste de la cavité sus-diaphragmatique. Masterman (96[1]) a été le premier à mentionner l'existence d'une cloison fermant la cavité épistomienne, et ce dans les termes suivants: «The mesentery between the epistome and the collar supports the lophophoral and tentacular veins, but is not thickened by chondroid tissue». Et encore: «The epistome and its cavity is produced into two long processes which run dorsally to the collar cavity in

each arm. It has a communication by a small pore on each side into the collar cavity» (p. 62). Enfin, comme je l'ai déjà relevé, la fig. 279 de Schneider montre le septum lophophoral séparant le «procèle» du «mésocèle». Parmi mes figures, les suivantes représentent la cloison lophophorale: fig. 5 à 10, Pl. 2, 2 et 10, Pl. 3 (détails d'une coupe voisine de celle représentée fig. 6, Pl. 2), 4 à 6, Pl. 4, 7 à 9, 12 et 15, Pl. 6.

La coupe transversale, représentée dans son ensemble fig. 6, Pl. 2, montre particulièrement bien que la cloison lophophorale est une cloison formant la limite postérieure de la cavité de l'épistome, et séparant celle-ci de la série des cavités des tentacules internes. La fig. 10, Pl. 3, détails d'une coupe voisine de la fig. 6, Pl. 2, permet de reconnaître que la cloison lophophorale est occupée par une lamelle ectodermique en continuité avec l'épiderme au niveau de l'interruption médiane de la rangée post-buccale de tentacules. Une coupe longitudinale telle que la fig. 15, Pl. 6, montre que la lamelle ectodermique en question se continue également avec l'épiderme suivant le fond du pli séparant la face postérieure de l'épistome de la face buccale des tentacules internes. D'autre part, la coupe transversale fig. 10, Pl. 3 montre clairement que la lamelle ectodermique formant la partie centrale de la cloison lophophorale se continue dans chacune des lamelles axiales des cloisons intertentaculaires. Cette disposition montre que, de même que les cloisons intertentaculaires sont le résultat d'une soudure des tentacules par leurs faces latérales, la cloison lophophorale est le résultat d'une soudure entre l'épiderme de la face postéro-supérieure de l'épistome et l'épiderme de la face orale des tentacules internes. Toutes ces soudures et les cloisons qui en sont le résultat se produisent au cours de la croissance consécutive à la métamorphose, croissance qui paraît se poursuivre pendant toute la vie de l'animal.

La cloison lophophorale est interrompue suivant le plan médian, ce qui revient à dire qu'elle est formée de deux moitiés symétriques. Chacune de celles-ci est insérée par son bord supérieur au fond du repli épidermique séparant l'épistome de la rangée interne de tentacules. Au niveau de son insertion supérieure, la cloison lophophorale se prolonge latéralement jusqu'au point où la rangée tentaculaire se recourbe vers l'extérieur, et s'y termine par un bord libre; vers le bas, par contre, la cloison a de moins en moins d'extension latéralement, autrement dit son bord libre est fortement oblique de haut en bas et de dehors en dedans. En dessous du point où les cavités tentaculaires s'ouvrent dans la cavité lophophorale (fig. 8, Pl. 2), les deux moitiés de la cloison lophophorale se retrouvent encore, beaucoup plus courtes en même temps que notablement plus épaisses, s'étendant en avant de la branche postérieure du vaisseau lophophoral. Ces portions inférieures de la cloison lophophorale se poursuivent jusqu'au diaphragme, à la face supérieure duquel elles sont soudées. En définitive, la cloison lophophorale a pour effet de subdiviser incomplètement la cavité lophophorale en une portion tentaculaire (se continuant directement vers le haut dans les tentacules et affectant la forme d'un fer à cheval dont les branches, incurvées en dedans, ne se rejoignent pas suivant le plan médian) et une portion épistomienne (s'étendant en arrière de l'œsophage en même temps qu'en avant des deux branches postérieures de la portion tentaculaire de la cavité lophophorale).

La cavité épistomienne communique largement, sur les côtés, avec le reste de la cavité lophophorale.

La fig. 9, Pl. 2, coupe transversale passant à peu de distance au dessus du diaphragme, montre que l'insertion, sur la paroi du corps, des deux moitiés de la cloison lophophorale se fait ici beaucoup plus loin du plan médian que ce n'était le cas sur les coupes passant immédiatement en dessous du point où l'épistome devient libre de la face orale des tentacules internes. Il en résulte que, sur la fig. 9, Pl. 2, les deux branches de la portion tentaculaire de la cavité lophophorale ont leur sommet très éloigné l'un de l'autre et du plan médian; la direction de ces deux branches est, en effet, oblique de bas en haut et de dehors en dedans.

Chacune des moitiés de la cloison lophophorale représente une cloison à laquelle on peut distinguer quatre bords: un bord supérieur, le plus étendu de tous, inséré suivant le fond du repli séparant l'épistome des tentacules internes: un bord interne, oblique de haut en bas et de dedans en dehors, inséré à la paroi du corps, à partir de la solution de continuité de la rangée tentaculaire interne; un bord externe, libre, oblique de haut en bas et de dehors en dedans, tout le long duquel la cavité de l'épistome est en communication avec la portion tentaculaire de la cavité lophophorale; et un bord inférieur, beaucoup plus court que le supérieur, fixé à la face supérieure du diaphragme. La portion inférieure, de beaucoup la plus épaisse, de la cloison lophophorale, est exclusivement mésodermique, et est constituée, à la façon du diaphragme, de deux feuillets péritonéaux entre lesquels est développée une substance de soutien, particulièrement puissante chez *Ph. hippocrepia* (fig. 9, Pl. 2). Dans sa portion supérieure, là où elle est adossée aux bases soudées des tentacules internes, la cloison lophophorale, beaucoup plus mince, est constituée à la façon des cloisons intertentaculaires, c'est-à-dire d'une lamelle ectodermique centrale revêtue sur ses deux faces de substance de soutien et d'une couche péritonéale.

La cavité de l'épistome, d'ailleurs très réduite, est fortement oblitérée par une sorte de mésenchyme spongieux logeant de nombreuses fibres musculaires, qui prennent insertion, d'une part sur la paroi antérieure de l'épistome, et d'autre part sur la cloison lophophorale (fig. 10, Pl. 3). Le mésoderme n'a qu'un caractère épithélial très altéré dans l'étendue de la cavité épistomienne. La fig. 15, Pl. 6, montre que la cavité lophophorale est également traversée, dans le reste de son étendue, par des fibres musculaires, et occupée par des cellules d'apparence mésenchymatique, sans préjudice pourtant de l'existence d'une couche péritonéale continue, dont les caractères varient d'ailleurs d'un endroit à l'autre. Mais c'est dans les tentacules que le caractère cœlomique de la cavité lophophorale apparaît avec le plus de pureté. La cavité des tentacules est, en effet, tapissée par un péritoine bien régulier, se réfléchissant sur la paroi du vaisseau tentaculaire.

J'ai déjà, à propos de la question de savoir s'il existe des orifices dans le diaphragme, exprimé l'opinion qu'il n'est pas tout à fait certain que la cavité lophophorale soit absolument sans communication avec la cavité du tronc. Quant à des orifices mettant la cavité lophophorale en communication avec l'extérieur, leur existence n'a été formellement

soutenue que par MASTERMAN: «On either side of the branchial fissure each collar-cavity has a short diverticulum which ends in a minute aperture to the exterior, the collar pore» (96[1], p. 62). Ce pore correspondrait à la base des organes lophophoraux. De son côté, C. SCHNEIDER parle d'une «Ausmündung des Mesocöls, wie sie der ausgebildeten *Phoronis* zukommt» (02, p. 220). Pour ma part, je n'ai jamais observé d'orifices externes à la cavité lophophorale, et leur existence me paraît avoir grandement besoin de confirmation.

Cavité du tronc [«Space behind the septum», CALDWELL (82); «Körperhöhle», CORI (90); «Trunk cavity», MASTERMAN (91[1]); «Coelom», SCHNEIDER (02)].

Cette cavité a pour seule communication avec l'extérieur celle qui est assurée par l'intermédiaire des néphridies.

Une coupe transversale du tronc, vers le milieu de sa hauteur, montre que la cavité de cette région est subdivisée en plusieurs compartiments par des mésentères intestinaux bien développés. On reconnaît l'existence d'un mésentère à peu près médian, correspondant approximativement au plan sagittal et rattachant, d'une part, les deux branches de l'anse digestive à la paroi du corps, et, d'autre part, ces deux branches l'une à l'autre. On reconnaît en outre deux mésentères latéraux, différant en ce que le droit suspend la branche descendante, tandis que le gauche suspend la branche ascendante du tube digestif. L'insertion pariétale du mésentère latéral gauche correspond au nerf latéral, tandis que le mésentère latéral droit a son insertion pariétale en un point symétrique, exceptionnellement occupé par un nerf latéral droit (voir à système nerveux, nerf latéral, p. 53).

Comme on l'a vu, CALDWELL (82) et CORI (90) interprètent différemment les mésentères en question. Pour CALDWELL, le mésentère latéral gauche, tout comme le droit, suspend la branche descendante du tube digestif, et ce serait secondairement que la branche ascendante se serait soudée à la face postérieure du mésentère latéral gauche. CALDWELL appelle mésentère ventral la portion du mésentère médian qui rattache la convexité de l'anse intestinale à la paroi du corps, tandis que la portion du mésentère médian rattachant l'une à l'autre les deux branches de l'anse n'est, à ses yeux, qu'une partie du mésentère latéral gauche. En conséquence, CALDWELL considère que la cavité du tronc est subdivisée en trois chambres, deux antérieures et une postérieure, celle-ci étant secondairement partagée en deux par suite de la soudure que contracte la branche ascendante du tube digestif avec le mésentère latéral gauche, tel qu'il l'entend. CALDWELL a, en effet, constaté que, dans la région supérieure du tronc, cette soudure n'existe pas, et que les mésentères latéraux y sont l'un et l'autre en rapport avec l'œsophage. Pour CORI, par contre, la portion de mésentère réunissant les deux branches de l'anse digestive appartient en propre au «Hauptmesenterium», et le mésentère latéral gauche ne serait vraiment que la membrane suspendant la branche ascendante du tube digestif. CORI pense que CALDWELL a été induit en erreur par les préparations de *Ph. Kowalevskyi*, chez laquelle il existerait effectivement «eine bedeutende Verschiebung der Insertion der Mesenterien am Darme» (90, p. 532). CORI estime enfin que l'interprétation qu'il donne

des mésentères s'accorde avec les données de l'ontogenèse, tandis que ce ne serait pas le cas pour l'interprétation fournie par Caldwell.

Je ne puis, quant à moi, que me rallier absolument et sans réserves à la manière de Caldwell (82) de comprendre les mésentères, c'est-à-dire que je considère, avec lui, la portion du mésentère médian correspondant à la concavité de l'anse digestive comme une partie du mésentère latéral gauche. Cette opinion est basée sur le fait que, chez toutes les espèces, et non pas seulement chez *Ph. Kowalevskyi*, les mésentères latéraux sont, dans la région supérieure du tronc, immédiatement en dessous des néphridies, l'un et l'autre rattachés à l'œsophage, et que l'on voit toujours, en suivant la série des coupes vers le bas, le mésentère latéral gauche se mettre en rapport avec la branche ascendante du tube digestif, qui le subdivise dorénavant en deux parties, dont l'une occupe la concavité de l'anse digestive, tandis que l'autre suspend la branche ascendante du tube digestif. C'est ce dont on peut s'assurer en s'en rapportant aux fig. 12 à 15, Pl. 2, 16 et 17, Pl. 4, 13 à 16, Pl. 5. Quant à l'idée de Cori (90), que son interprétation des mésentères concorde mieux que celle de Caldwell (82) avec les données ontogénétiques, je ne saurais la partager. En effet, si c'est à bon droit que Caldwell applique au mésentère correspondant à la concavité de l'anse digestive le nom de «mésentère ventral», on ne peut, dans l'hypothèse de Cori, considérer le mésentère occupant la concavité de l'anse que comme un mésentère dorsal. Or, on sait que, chez l'Actinotroque, il n'existe jamais qu'un mésentère ventral, de sorte que la portion de mésentère occupant, chez l'adulte, la concavité de l'anse digestive, autrement dit la face dorsale du tube digestif, est certainement d'origine secondaire par rapport au mésentère occupant la convexité de l'anse. Une considération qui s'oppose encore à ce que la portion de mésentère occupant la concavité de l'anse digestive soit considérée comme dorsale, c'est-à-dire médio-dorsale, c'est que la ligne médio-dorsale de la branche descendante du tube digestif est occupée, dès avant la métamorphose, par le vaisseau médian (afférent), alors que l'insertion de la portion de mésentère en litige sur la branche descendante du tube digestif se fait à une distance notable sur la gauche du vaisseau médian (fig. 1, Pl. 3, 20, 21, Pl. 4, 6, 16 à 18, Pl. 5, etc.). Dans ces conditions, il me paraît que l'adoption de l'interprétation de Caldwell (82) s'impose, ce qui n'empêche pas que, pratiquement, il soit plus commode de parler, dans un sens topographique, d'un mésentère médian ou principal et de deux mésentères latéraux, tels que les entend Cori (90).

Une coupe transversale quelconque de la région moyenne du tronc montre que les chambres en lesquelles la cavité du tronc est subdivisée par les mésentères sont au nombre de quatre: deux chambres antérieures ou orales et deux chambres postérieures ou anales (fig. 20, Pl. 4, etc.). La chambre orale gauche est caractérisée par la présence du vaisseau latéral, tandis que la chambre anale droite loge le vaisseau médian. D'une manière générale, la chambre orale gauche est plus développée que la droite, tandis que, en ce qui concerne les chambres anales, c'est la droite qui est la plus vaste. La moitié gauche de la cavité du tronc l'emporte d'ailleurs notablement, dans son ensemble, sur la moitié droite. Cori (90) a fait remarquer qu'aux différentes chambres de la cavité du tronc correspond un nombre fixe de

faisceaux musculaires longitudinaux. C'est là une observation que je puis confirmer (voir à système musculaire, p. 46; voir aussi, dans la partie systématique, à *Ph. psammophila*) avec cette réserve que la «formule musculaire» ainsi déterminée est sujette à des variations assez étendues.

Les mésentères ne sont complètement développés, et les chambres qu'ils délimitent ne sont, en conséquence, complètement séparées, que dans la région moyenne du tronc (région musculaire). Immédiatement sous le diaphragme, le mésentère médian est, le plus souvent, complètement absent, ou bien il n'existe que sa portion postérieure, suspendant l'intestin terminal. Quant aux mésentères latéraux, ils sont, chez *Ph. psammophila* et les autres espèces dont les néphridies n'ont qu'un seul entonnoir cœlomique (voir à néphridies, p. 75), interrompus au niveau de cet entonnoir, c'est-à-dire qu'ils n'atteignent pas le diaphragme ou présentent, si l'on préfère, un orifice dans leur partie supérieure, orifice sur le bord duquel s'étale le pavillon urinaire. Chez *Ph. hippocrepia* et les autres espèces à néphridies pourvues de deux entonnoirs cœlomiques, les mésentères latéraux, dans l'épaisseur desquels sont logés les canaux urinaires, s'étendent jusqu'au diaphragme. Chez toutes les espèces, l'insertion pariétale des mésentères latéraux correspond d'ailleurs exactement à la situation des canaux urinaires, et il est parfaitement correct de dire que les néphridies sont logées dans la partie supérieure des mésentères latéraux. En dessous des néphridies, sur une petite distance, le mésentère latéral gauche est encore indépendant de l'intestin ascendant, et ce n'est qu'un peu plus bas qu'il s'établit une soudure entre eux, séparant en deux moitiés la chambre anale de la cavité du tronc. Tous les mésentères sont mal développés dans la région œsophagienne du tronc (fig. 16 et 17, Pl. 2, 18 et 19, Pl. 4, 15, Pl. 5), la cavité de cette région étant traversée par de nombreuses fibres musculaires radiaires rattachant l'œsophage à la paroi du corps.

Dans la région inférieure du tronc, région stomacale, ou plus simplement ampoule, les mésentères latéraux s'arrêtent sans atteindre l'extrémité distale du tronc, tandis que le mésentère «ventral», correspondant à la convexité de la courbure intestinale, se prolonge en dessous de la courbure jusqu'à l'extrémité de l'ampoule.

Les mésentères sont des membranes très minces dans la plus grande partie de leur étendue, constituées par deux feuillets mésodermiques en continuité avec la splanchnopleure et la somatopleure. Entre ces deux feuillets se trouve une petite épaisseur de substance de soutien, celle-ci acquérant un grand développement chez *Ph. hippocrepia* dans la région des néphridies (fig. 12 et 13, Pl. 2). Les mésentères renferment, surtout dans leur partie inférieure, des fibres musculaires à direction radiaire. Même dans la région où ils sont le mieux développés, c'est-à-dire dans la région moyenne du tronc, les mésentères présentent des orifices irréguliers, par lesquels passent les capillaires en cœcum du vaisseau latéral (efférent).

Indépendemment du mésentère principal ou médian et des mésentères latéraux, dont la présence est constante chez toutes les espèces [chez *Ph. Mülleri*, le mésentère latéral gauche — dans le sens de Cori — manque dans toute la région moyenne du tronc], on observe parfois des mésentères accessoires, brides mésentériques limitées à la région inférieure

du tronc, et rattachant la branche descendante du tube digestif à la paroi du corps. Ils sont oralement placés par rapport aux mésentères latéraux.

Le contenu de la cavité du corps est représenté par un liquide périviscéral incolore et transparent, donnant sur les coupes un précipité finement granuleux, qui permet de supposer que ce liquide est légèrement albumineux. Le liquide périviscéral joue vraisemblablement un rôle dans la nutrition, attendu qu'il est le seul intermédiaire entre le système sanguin et la paroi du tronc. Ce liquide intervient en outre, sans aucun doute, dans la fonction de désassimilation et probablement aussi dans la fonction respiratoire.

En fait d'éléments figurés libres dans le liquide périviscéral, il faut citer les leucocytes (fig. 8, Pl. 7), bien distincts des érythrocytes renfermés dans les vaisseaux sanguins. Ces globules blancs sont peu nombreux. On rencontre en outre des «corpuscules fusiformes» (voir à corps adipeux), représentant probablement des produits de désassimilation. Ces corpuscules sont en quantité très variable, et peuvent même manquer totalement. Enfin, chez les animaux se trouvant à maturité sexuelle, on observe dans la cavité du corps des spermatozoïdes à différents états de développement et des œufs présentant, d'une façon constante, la figure karyokinétique préalable à l'expulsion du premier globule polaire (fig. 14, Pl. 8). Ce n'est que très exceptionnellement, peut-être pathologiquement, que l'on trouve, dans le liquide périviscéral, des œufs en voie de développement, voire des embryons ou même des jeunes larves assez avancées.

Fait que je n'explique pas, j'ai trouvé, à plusieurs reprises, des spermatozoïdes à différents stades de leur évolution dans la cavité lophophorale (voir à diaphragme, p. 64).

La cavité lophophorale renferme normalement, chez les espèces pigmentées, des cellules pigmentaires mobiles, généralement arrêtées dans les tentacules et tout particulièrement à la base de ceux-ci. Ces cellules, à pigment blanc-jaunâtre par réflexion, opaque par transparence, sont très difficile à reconnaître sur les coupes, mais elles s'observent fort bien sur le vivant, où l'on peut les voir changer de forme et de place dans les cavités tentaculaires.

6. Néphridies.

Les néphridies des *Phoronis*, bien que construites essentiellement sur un même type chez toutes les espèces, présentent pourtant quelques différences spécifiques, suffisantes pour expliquer les divergences des descriptions qui en ont été données.

Dyster (58) a le premier reconnu l'existence des néphridies, par lesquelles il a vu passer les œufs; d'où le nom d'oviductes qu'il leur a donné.

Kowalevsky (67) a exactement décrit la situation des orifices externes des néphridies, de part et d'autre de l'anus; lui aussi a vu sortir les œufs par ces orifices, mais il n'a pas

bien compris le trajet des canaux urinaires, attendu que, sur sa fig. 2, il désigne par *k* (corps côniques indéterminés) les saillies superficielles correspondant à la partie terminale de ces canaux.

Le terme de néphridies a été introduit par CALDWELL (82), d'après lequel ces organes consistent en une paire de tubes ciliés, s'ouvrant dans la chambre postérieure de la cavité du corps, sur le côté des mésentères latéraux.

D'après M[c]INTOSH (88), les néphridies s'ouvrent, chez *Ph. Buskii*, dans les chambres latérales de la cavité du corps (p. 21).

La description fournie par BENHAM (89) des néphridies de *Ph. australis* mérite de retenir l'attention, car elle a généralement, et je ne m'explique pas pourquoi, été mal comprise; et elle a donné lieu aux interprétations les plus curieuses.

D'après BENHAM (89), chaque néphridie consiste en un tube étroit, qui, partant du néphridiopore, passe en dehors du diaphragme, puis s'incurve légèrement vers le haut jusqu'à en arriver tout près de cette cloison. Là, il communique avec le cœlome infraseptal par l'intermédiaire de deux entonnoirs, d'ont l'un, le plus petit, s'ouvre dans la chambre latérale ou œsophagienne [chambre orale], tandis que l'autre, beaucoup plus grand, s'ouvre dans la chambre anale. Le bord de cet entonnoir anal se prolonge vers le bas en un bourrelet cilié, relativement très long, appliqué sur le mésentère latéral (89, p. 140).

Cet exposé a souvent été compris comme indiquant l'existence de deux paires de néphridies chez *Ph. australis*. Ainsi, BLOCHMANN, constatant que les Brachiopodes et les *Phoronis* n'ont généralement qu'une seule paire de néphridies, dit qu'il s'en trouve exceptionnellement deux: chez *Rhynchonella* et *Phoronis australis* (92, p. 48). HEIDER (93, p. 1248) établit le même rapprochement: «In ähnlicher Weise [wie bei *Rhynchonella*] treten auch bei *Phoronis australis* zwei Paare von Nephridien auf (BENHAM).» HAECKEL (96), adoptant la même interprétation des données de BENHAM, a créé, pour la réception de *Ph. australis*, le genre *Phoronella*, caractérisé par la possession de deux paires de néphridies. DELAGE & HÉROUARD (97) disent également que les *Phoronis* ont une paire ou exceptionnellement deux paires de néphridies (p. 333).

HALLER (02), par contre, indique que *Ph. australis* possède deux néphridies, s'ouvrant chacune par deux entonnoirs ciliés dans la cavité du tronc (p. 229), ce qui me paraît être la seule façon exacte de traduire la description de BENHAM. C. SCHNEIDER (02) a, de son côté, introduit dans sa fig. 279 (p. 226) une néphridie avec deux néphrostomes, s'ouvrant l'un et l'autre sous le diaphragme, ce qui est également bien conforme aux données de BENHAM relatives à *Ph. australis*. GOODRICH (95) a pourtant compris que, des deux entonnoirs dont sont pourvues les néphridies de *Ph. australis*, l'un s'ouvrirait dans la cavité cœlomique du tronc, tandis que l'autre déboucherait dans le cœlome lophophoral (p. 499). Plus nouvellement, GOODRICH (03) a répété cette interprétation erronée de l'exposé de BENHAM; il croit que, chez *Ph. australis*, les néphridies s'ouvrent par l'un de leurs entonnoirs dans le cœlome préseptal [c'est-à-dire lophophoral] (p. 116). Et cependant BENHAM (89) a dit, aussi clairement que

possible, me semble-t-il, que chaque néphridie «. . . communicates with the infraseptal cœlom by means of two funnels» (p. 140). En présence de ce texte, je ne m'explique pas plus l'erreur de GOODRICH que celle des auteurs qui attribuent deux paires de néphridies à *Ph. australis.*

BENHAM (89) nous apprend, p. 140, que CALDWELL (82), bien qu'il n'ait signalé que le plus grand des deux entonnoirs, a ultérieurement reconnu l'existence du plus petit, s'ouvrant dans les chambres antérieures de la cavité du tronc. Bien que ce ne soit dit nulle part explicitement, on peut admettre que cette observation de CALDWELL se rapporte à *Ph. Kowalevskyi.* [CORI (90, p. 497) fait avec raison remarquer que CALDWELL (82) n'indique en aucun endroit à quelle espèce se rapportent ses recherches. Il relate que CALDWELL est allé étudier *Ph. psammophila* à Faro, près de Messine; mais il n'en est pas moins vrai que CALDWELL a également étudié la forme du port de Naples, publiée, à son instigation, par BENHAM (89) sous le nom de *Ph. Kowalevskyi.* Les données de CALDWELL relativement aux néphridies concordent avec ce qui existe chez cette espèce.]

Nouvellement, IKEDA (01) a vérifié, tant chez *Ph. Ijimai* que chez *Ph. hippocrepia* [dont *Ph. Kowalevskyi* ne représente, selon moi, qu'une variété], la disposition décrite par BENHAM (89) comme réalisée par les néphridies de *Ph. australis*, savoir l'existence, à chacune de ces néphridies, de deux entonnoirs cœlomiques s'ouvrant sous le diaphragme (p. 583).

D'autre part, CORI (90) n'a reconnu, chez *Ph. psammophila*, qu'un seul orifice interne, vaste entonnoir s'étalant à la face inférieure du diaphragme. Il faut donc admettre que les néphridies offrent, quant à leurs rapports avec la cavité du corps, des dispositions variables selon les espèces.

Chez toutes les espèces, les néphridies sont représentées par une paire unique de canaux épithéliaux ciliés, en forme de trompettes incurvées; l'embouchure, correspondant aux pores urinaires, se trouve dans la concavité du lophophore, de part et d'autre de l'anus, tandis que le pavillon, plus ou moins compliqué, s'ouvre dans la cavité du tronc, c'est-à-dire en dessous du diaphragme, sur les côtés de l'intestin. Les canaux néphridiens, dont la situation est entièrement rétropéritonéale, sont, pour leur plus grande partie, logés dans l'épaisseur de la paroi du tronc, et surtout de la papille anale, constituant, comme on sait, la portion supérieure du tronc, occupant la concavité du lophophore. Ces organes répondent exactement à la définition du métanéphridium, telle qu'elle a été donnée par HATSCHEK (88, p. 162); et la fig. 173A (p. 161) publiée par cet auteur, illustre parfaitement, en tant que schéma, les rapports réalisés par les néphridies des *Phoronis*, tant avec la paroi du corps qu'avec le péritoine et le cœlome.

Les néphridies des *Phoronis* présentant, surtout en ce qui concerne leur terminaison interne, une complication variable d'une espèce à l'autre, il est nécessaire d'examiner successivement les dispositions réalisées chez différentes espèces.

Une disposition très simple se rencontre chez *Ph. gracilis*, ainsi que j'ai déjà eu l'occasion (03, p. 30—31; fig. 23, 24, Pl. 2) de le faire remarquer. Chez cette espèce, comme

chez toutes les autres d'ailleurs, les néphridies sont comprises dans l'épaisseur de la paroi du corps, entre l'épiderme et le péritoine, en deux points symétriques correspondant à l'insertion pariétale des mésentères latéraux. Ces mésentères sont interrompus à leur partie supérieure, c'est-à-dire qu'ils sont percés d'une ouverture située immédiatement en dessous du diaphragme, ouverture par laquelle les différentes subdivisions de la cavité du corps communiquent librement entre elles. C'est à la hauteur de ces ouvertures des mésentères latéraux que siége l'orifice interne des néphridies, représenté par un petit pavillon circulaire, se continuant par ses bords avec le péritoine. Vers le bas, ce pavillon donne dans une courte branche descendante du canal urinaire, branche de calibre restreint, qui se recourbe bientôt vers l'extérieur et se continue dans une branche ascendante beaucoup plus large. Celle-ci, appliquée à la face profonde de l'épiderme, se dirige, en même temps que de bas en haut, de dehors en dedans et d'arrière en avant, de sorte que la terminaison de la branche ascendante, ou pore urinaire, se trouve à côté de l'anus.

La disposition décrite par Cori (90) chez *Ph. psammophila* s'observe non seulement chez cette espèce, mais aussi chez *Ph. Sabatieri*, *Ph. architecta*, *Ph. Mülleri* et *Ph. euxinicola*, ainsi que j'ai pu m'en assurer par moi-même. Chez ces différentes espèces, les néphridies se distinguent de celles de *Ph. gracilis* en ce que leur pavillon, non seulement s'étale à la face inférieure du diaphragme, ainsi que l'indique Cori pour *Ph. psammophila*, mais tapisse également le bord de l'ouverture que présente, ici aussi, la partie supérieure des mésentères latéraux. Ces ouvertures (constituant des communications entre la chambre anale et les chambres orales de la cavité du corps) se trouvent ainsi garnies, sur la plus grande partie de leur pourtour, d'un épithélium ne différant pas de celui qui délimite l'orifice même par lequel les canaux urinaires s'ouvrent dans la cavité du corps. Le pavillon urinaire qui, chez *Ph. gracilis*, ne constituait qu'un simple entonnoir circulaire peu étendu, est donc beaucoup plus développé et compliqué chez *Ph. psammophila* et les autres espèces énumérées à sa suite. J'aurai à revenir en détail sur les rapports que présentent les différentes parties des néphridies de ces espèces.

Une troisième disposition est celle qui a été décrite par Benham (89) chez *Ph. australis*, et vérifiée par Ikeda (01) chez *Ph. Ijimai* et *Ph. hippocrepia*, disposition qui paraît bien exister aussi, à en juger par les figures de McIntosh (88) chez *Ph. Buskii*, et qui a probablement été également observée par Caldwell chez *Ph. Kowalevskyi*. J'ai pu, quant à moi, la contrôler chez *Ph. hippocrepia* et *Ph. Kowalevskyi*. Chez ces espèces, chacune des néphridies, logée dans l'épaisseur du mésentère latéral correspondant, débouche dans la cavité du corps par deux entonnoirs, dont l'un, plus grand, s'ouvre dans la chambre anale, tandis que l'autre, plus petit, s'ouvre dans la chambre orale. La différence entre cet état de choses et celui qui s'observe chez les espèces dont les néphridies ne possèdent qu'un seul entonnoir est plus apparente que réelle, ainsi que je l'ai déjà suggéré autrefois (03, p. 20—22). C'est ce que je vais chercher à montrer.

Benham (89) indique, p. 140, que, chez *Ph. australis*, les deux entonnoirs de chacune des néphridies s'ouvrent dans la cavité du tronc au même niveau, c'est-à-dire qu'une même

coupe transversale les intéresse simultanément, disposition qui se voit très bien sur la fig 32 de cet auteur. Chez *Ph. hippocrepia* et *Ph. Kowalevskyi*, ce n'est qu'exceptionnellement que les deux entonnoirs d'une même néphridie se trouvent sur une même coupe transversale; le plus souvent, l'entonnoir oral est situé un peu plus bas que l'entonnoir anal. Aucune de mes figures ne montre les deux entonnoirs sur une même coupe, mais il est facile de se représenter l'aspect d'une telle coupe en superposant par la pensée la néphridie gauche des fig. 11 et 12, Pl. 2. On obtiendra la disposition répondant à la fig. 32 de Benham (89). Or, cette figure diffère à peine de celle que donnent certaines coupes transversales des espèces à entonnoir unique. Que l'on rapproche, en effet, de ma fig. 12, Pl. 5, soit la fig. 32 de Benham, soit l'image que produit la superposition de mes figures 11 et 12, Pl. 2, et l'on verra que, aussi bien dans le cas des entonnoirs doubles que dans celui des entonnoirs simples, la chambre orale et la chambre anale de la cavité du corps sont en communication l'une avec l'autre; dans le premier cas par l'intermédiaire du canal urinaire, et dans le second par l'intermédiaire de l'ouverture supérieure du mésentère latéral. Dans ces conditions, il me semble que l'on doit admettre que la différence relative à l'existence d'un seul entonnoir ou de deux entonnoirs à chaque néphridie se ramène à une simple différence d'étendue de l'orifice de communication entre les chambres orale et anale de la cavité du corps. Le grand orifice des mésentères latéraux des espèces à entonnoir unique, orifice sur les bords duquel s'étend d'ailleurs l'épithélium urinaire, se retrouve, chez les espèces à entonnoirs doubles, dans l'endroit où le canal urinaire s'ouvre dans les deux entonnoirs qui le terminent. On peut aussi interprèter les faits en disant que l'entonnoir unique de *Ph. psammophila* etc. est incomplètement subdivisé en deux parties communiquant largement entre elles par l'intermédiaire du grand orifice dans le mésentère latéral, tandis que, chez *Ph. hippocrepia* etc., une subdivision complète se traduit par l'existence de deux entonnoirs, un sur chaque face du mésentère latéral, ces deux entonnoirs communiquant d'ailleurs entre eux par l'intermédiaire du canal urinaire, c'est-à-dire, en définitive, à travers le mésentère latéral.

Passons maintenant à un examen plus détaillé des néphridies de *Ph. psammophila* (qui servira de type pour les espèces dont chaque néphridie ne possède qu'un seul entonnoir cœlomique), d'une part, et de *Ph. hippocrepia* (représentant les espèces dont les néphridies sont munies de deux entonnoirs chacune), d'autre part.

Ph. psammophila. Chez cette espèce, les pores urinaires se trouvent de part et d'autre de l'anus, en même temps qu'un peu en dessous et assez notablement en avant de cet orifice. C'est ce que montre très clairement la comparaison des fig. 6 et 7, Pl. 4, deux coupes transversales du lophophore. La première intéresse l'anus, ou, pour parler plus exactement, la dépression du sommet de la papille anale au fond de laquelle débouche l'anus. La seconde coupe, passant plus bas, rencontre déjà l'intestin, logé dans la portion supérieure de la cavité du tronc. Sur cette coupe se voient, de part et d'autre de l'intestin, les portions terminales des canaux urinaires, coupées suivant leur longueur, et s'ouvrant à l'extérieur par les deux

pores urinaires. Ceux-ci répondent par leur situation à la base des organes lophophoraux, dont l'animal auquel ces coupes se rapportent était porteur.

La fig. 10, Pl. 5, empruntée à *Ph. Sabatieri*, est directement comparable à la fig. 7, Pl. 4. Si l'on rapproche en outre la fig. 10 de la fig. 9, Pl. 5, représentant une coupe passant plus haut, on constatera que la situation des néphridiopores est exactement la même chez *Ph. Sabatieri* que chez *Ph. psammophila*.

Les portions terminales des canaux urinaires sont logées dans l'épaisseur de la paroi de la papille anale, au sein d'un tissu conjonctif lâche, développé entre l'épiderme et le péritoine. Ce tissu se voit bien surtout sur les fig. 9 et 10, Pl. 5. A ces portions terminales des canaux urinaires répondent généralement deux saillies plus ou moins proéminantes de la papille anale, bien visibles sur la fig. 9, Pl. 5, et remplies précisément de ce tissu conjonctif entourant les canaux urinaires. Ces deux protubérances de la papille anale peuvent être plus saillantes que le centre même de la papille, de telle sorte qu'une coupe transversale du lophophore, ne touchant pas encore le sommet de la papille anale, rencontre déjà les deux protubérances surplombant les pores urinaires; c'est le cas sur la fig. 9, Pl. 4. La coupe représentée par cette figure est celle d'un exemplaire de *Ph. psammophila* porteur d'embryons. De part et d'autre de l'embryon allongé, occupant le centre de la concavité lophophorale, on reconnaît la présence de deux masses arrondies, qui représentent le sommet des protubérances en question. L'une de ces protubérances, très développée, se voit également sur la coupe longitudinale représentée fig. 12, Pl. 6. Comme on le voit sur cette figure, cette protubérance, constituée par un soulèvement de l'épiderme de la papille anale rempli de tissu conjonctif, s'élève assez notablement au dessus de l'anus et surplombe le pore urinaire; ces deux orifices se trouvent sur une même coupe par suite de l'obliquité qu'elle présente (elle correspond à la ligne *BB* du schéma fig. 10, Pl. 6).

Si nous suivons la série de coupes transversales à laquelle est empruntée la fig. 9, Pl. 4, déjà citée comme montrant particulièrement bien les deux saillies correspondant, sur la papille anale, à la position des portions terminales des canaux urinaires, nous verrons, sur la fig. 10, Pl. 4, la papille anale elle-même coupée; en son centre se voit la dépression anale et, de part et d'autre de celle-ci, la paroi supérieure des canaux urinaires, simplement effleurée par le rasoir. Sur la fig. 11, on rencontre déjà l'intestin et les deux canaux urinaires, logés dans les parois latérales de la papille anale. Sur la fig. 12 (très semblable à la fig. 11, Pl. 5, se rapportant à *Ph. Sabatieri*), on voit aussi les canaux urinaires coupés transversalement, siégeant toujours dans la paroi de la papille anale. Sur la fig. 13, Pl. 4, les canaux urinaires se voient dans la paroi du corps, en arrière de deux dépressions épidermiques marquant le fond des replis séparant la papille anale du lophophore. La branche ascendante des canaux urinaires, la seule que nous ayons suivie jusqu'à présent, se retrouve sur les fig. 14 à 16, coupes passant de plus en plus bas et n'intéressant plus que le tronc lui-même. A mesure que l'on descend, la branche ascendante des néphridies augmente de calibre, en même temps qu'elle se déprime d'avant en arrière, parallèlement à l'épiderme, au fond duquel elle est appliquée. Sur la

fig. 17, Pl. 4, on arrive au point où la branche ascendante se continue avec la branche descendante, située en dedans d'elle. Sur la fig. 16, c'est-à-dire plus haut, la branche descendante, séparée, se voit, de chaque côté du plan médian, appliquée à la face interne de la branche ascendante. Son calibre est beaucoup plus restreint que celui de cette dernière. Plus haut encore, sur la fig. 15, se rencontre le point où les deux branches descendantes s'ouvrent dans la cavité du corps, et l'on voit, à ce niveau, l'épithélium urinaire s'étendre sur les deux faces des mésentères latéraux, dans l'insertion pariétale desquels siégent les canaux néphridiens. Sur la fig. 15, la coupe renferme, du côté gauche, le bord inférieur, tapissé par l'épithélium urinaire, de l'ouverture supérieure du mésentère latéral, tandis que, du côté droit, elle comprend la partie inférieure de cette ouverture (cf. fig. 13, Pl. 5). Sur la fig. 14, Pl. 4, coupe passant plus haut, les mésentères latéraux ont cessé d'exister, ce qui revient à dire que l'on rencontre en plein leurs ouvertures (cf. fig. 12, Pl. 5). A ce niveau, le pavillon urinaire n'est représenté que par une bande épithéliale différenciée, remplaçant le revêtement péritonéal en avant des branches ascendantes des néphridies, c'est-à-dire suivant le bord postérieur des ouvertures des mésentères latéraux. Plus haut encore, sur la fig. 13, on voit une portion des pavillons urinaires qui s'applique à la face inférieure du diaphragme, formant la voûte de la chambre anale de la cavité du tronc, sans que, pourtant, les pavillons des deux côtés en arrivent à se rejoindre sur le plan médian. Sur la fig. 13, Pl. 4, on voit encore, du côté droit, l'ouverture du mésentère latéral, tapissée d'épithélium urinaire tant en avant qu'en arrière, tandis que, du côté gauche, la coupe renferme le bord supérieur de l'ouverture.

Si nous examinons la fig. 12, Pl. 4 (cf. fig. 11, Pl. 5), coupe passant encore un peu plus haut, nous y reconnaîtrons le diaphragme, entièrement libre d'épithélium urinaire, mais nous serons frappés par la présence, sur le bord interne de la paroi des deux branches du vaisseau efférent (latéral), d'un bourrelet épithélial rappelant absolument l'épithélium urinaire, à tel point que l'on pourrait être tenté de croire à une continuité entre ce bourrelet et le pavillon urinaire. Mais, tandis que le pavillon urinaire s'étend dans la cavité du tronc, le bourrelet des deux branches du vaisseau efférent se trouve dans la cavité lophophorale.

Ce bourrelet épithélial, développé aux dépens du revêtement péritonéal des deux branches du vaisseau efférent, immédiatement au dessus du point où elles traversent le diaphragme, existe non seulement chez *Ph. psammophila*, mais aussi chez les autres espèces que j'en ai rapprochées au point de vue de leurs néphridies. Le bourrelet en question est particulièrement développé chez *Ph. Sabatieri*, ainsi que l'on peut s'en rendre compte par la fig. 11, Pl. 5, coupe transversale, et par la fig. 12, Pl. 6, coupe longitudinale du lophophore. Une portion de cette dernière coupe est reproduite avec plus de détails sur la fig. 15, Pl. 6, tandis que la fig. 1, Pl 7, donne, emprunté à une coupe de la même série, le vaisseau efférent seul, et montre le bourrelet épithélial recouvrant une partie de sa paroi. Le bourrelet se voit également bien sur les fig. 7 et 8, Pl. 6. On le reconnaît enfin, sur la fig. 2, Pl. 7, tirée d'une coupe transversale analogue à celle dont la fig. 11, Pl. 5, donne l'ensemble.

L'examen comparatif d'un grand nombre de coupes menées suivant différentes directions

m'a montré que les deux branches du vaisseau efférent, pour traverser le diaphragme, s'engagent entre ses deux feuillets; elles se portent — si on les suit de bas en haut — dans l'épaisseur de cette cloison, d'avant en arrière et de dedans en dehors, les branches du vaisseau efférent étant en contact, vers le bas, avec la face inférieure du diaphragme recouvert par les pavillons urinaires, tandis que, à partir du point où elles émergent du diaphragme pour pénétrer dans la cavité lophophorale, ces branches portent, sur leur face supéro-interne, une différenciation de leur revêtement péritonéal, consistant précisément en l'épais bourrelet épithélial déjà signalé. Cet épithélium est très semblable à celui qui caractérise les pavillons urinaires, mais je crois bien m'être assuré qu'il n'est pas en continuité avec lui; cette continuité ne pourrait d'ailleurs s'établir que par l'intermédiaire d'un orifice de communication entre la cavité lophophorale et la cavité du tronc, au voisinage des points où les deux branches du vaisseau efférent traversent le diaphragme. Or, je n'ai jamais vu nulle trace d'un semblable orifice, ce qui ne m'autorise pourtant pas à contester son existence, d'autant moins que, ainsi qu'on le verra à propos des organes sexuels, il m'est arrivé plus d'une fois de trouver, chez *Ph. Sabatieri*, la cavité lophophorale remplie de spermatozoïdes à différents états de développement, fait que je ne m'explique d'ailleurs absolument pas, mais qui semble bien nécessiter l'existence d'une communication entre la cavité du tronc et celle du lophophore. Ainsi, bien que je n'aie pas pu constater de continuité entre l'épithélium urinaire, développé dans la cavité du tronc, et le bourrelet épithélial, développé dans la cavité lophophorale sur les deux branches du vaisseau efférent, je ne saurais, en présence du voisinage immédiat où sont ces deux formations et de leur ressemblance histologique, exclure absolument la possibilité d'une continuité entre elles (continuité qui se ferait par l'intermédiaire d'un orifice, jamais observé, dans le diaphragme). Si cette continuité existait, le bourrelet épithélial des deux branches du vaisseau efférent serait une portion du pavillon urinaire. Si la continuité n'existe pas, ce dont je crois m'être bien assuré, je ne vois pas du tout la signification de ces bourrelets épithéliaux.

L'examen auquel nous nous sommes livrés des néphridies de *Ph. psammophila*, confirme la description donnée par Cori (90), tout en nous permettant de préciser certains détails.

Les néphridies sont logées dans l'extrémité supérieure du tronc, et pour leur plus grande partie dans la papille anale, à droite et à gauche de l'intestin. Elles se trouvent dans la paroi du corps, entre l'épiderme et le péritoine, en deux régions correspondant à l'insertion pariétale des mésentères latéraux; et l'on peut dire que toute leur partie inférieure siége dans l'épaisseur de ces mésentères. Au pavillon urinaire, étalé à la face inférieure du diaphragme, ainsi que sur les bords d'une ouverture que présentent, à leur portion supérieure, les mésentères latéraux, fait suite une courte branche descendante du canal urinaire. Celle-ci se recourbe en arrière, en même temps qu'un peu en dehors, pour se continuer dans une branche ascendante, d'un calibre beaucoup plus grand. Cette branche ascendante, un peu déprimée d'avant en arrière, et logée, à sa partie inférieure, dans l'épaisseur de la paroi du tronc, passe, à mesure qu'elle s'élève, dans la paroi de la papille anale. En même temps que son

calibre diminue fortement, la branche ascendante s'incurve en avant, pour aller s'ouvrir à l'extérieur sur le côté et un peu en avant de l'anus.

Cori (90) a relevé n'avoir constaté aucun rapport (Zusammenhang) entre les néphridies et le système circulatoire (p. 539). Ceci n'est peut-être pas tout à fait exact, attendu que, comme on l'a vu, les deux branches du vaisseau efférent, pour traverser le diaphragme, courent un instant entre les deux feuillets de cette cloison et ce précisément à l'endroit où le feuillet inférieur est occupé par une partie du pavillon urinaire.

Les caractères histologiques des néphridies ayant été analysés en détail par Cori (90), il suffira de rappeler que ces organes sont constitués par un épithélium simple, plus ou moins fortement cilié suivant les régions que l'on considère. Les cils sont surtout développés sur le pavillon urinaire et la branche descendante du canal néphridien, constitués par un épithélium cubique à noyaux allongés et très chromatiques. Les noyaux de la branche ascendante sont plus arrondis en même temps que plus gros et moins chromatiques. La ciliation de cette branche est beaucoup moins forte, à tel point qu'il est souvent difficile de décider si elle est ou non présente. On a vu déjà que la portion terminale de la branche ascendante, logée dans la papille anale, est empâtée dans un tissu conjonctif lâche, développé entre l'épiderme et le péritoine. Plus bas, les néphridies sont noyées dans la substance de soutien dont le grand développement caractérise la portion supérieure du tronc. Quelques cellules disséminées dans cette substance sans structure (fig. 28 et 29, Pl. 4) représentent le tissu conjonctif de la paroi de la papille anale.

Ph. hippocrepia. D'après Cori (90), les néphridies de *Ph. Kowalevskyi* (= *Ph. hippocrepia*) se distinguent de celles de *Ph. psammophila* en ce que les canaux, et spécialement la branche ascendante, sont plus courts, et en ce que l'organe de *Ph. Kowalevskyi* serait orienté comme celui de *Ph. psammophila* auquel on aurait fait subir une rotation de près de 180° autour de la branche ascendante (p. 536). Les fig. 8 et 9 (Pl. 22) de Cori illustrent cette différence, la première se rapportant à *Ph. psammophila* et la seconde à *Ph. Kowalevskyi*. Le texte et cette fig. 9 de Cori montrent qu'il n'a vu, chez *Ph. Kowalevskyi*, que l'entonnoir s'ouvrant dans la chambre orale. Il est d'ailleurs exact que le trajet des canaux urinaires est différent chez *Ph. hippocrepia* de ce qu'il est chez *Ph. psammophila*.

Les fig. 8 à 16 (Pl. 2), coupes transversales suivies de haut en bas, et les fig. 11 à 14 (Pl. 3), coupes frontales se suivant d'arrière en avant, dans des extrémités supérieures de *Ph. hippocrepia*, sont très démonstratives au point de vue des néphridies.

Les fig. 8 et 9, Pl. 2, montrent que les canaux urinaires se terminent par une branche horizontale, à trajet postéro-antérieur, de part et d'autre de l'anus, en même temps qu'un peu plus bas et un peu en arrière de cet orifice. Ces parties terminales des canaux urinaires sont logées dans la papille anale, à la surface de laquelle elles provoquent deux saillies parallèles (beaucoup moins prononcées toutefois que les protubérances reconnues au même endroit chez *Ph. psammophila* et *Ph. Sabatieri*), qui se poursuivent jusqu'à l'endroit où les néphridies quittent

la paroi du corps pour s'engager dans l'épaisseur des mésentères latéraux. Ainsi, sur la fig. 10, Pl. 2, montrant la branche ascendante des canaux urinaires coupée en travers, on voit que ces canaux, recouverts par un épiderme très aminci, font fortement saillie à la surface du corps.

Les fig. 11 et 12, Pl. 2, demandent à être examinées simultanément. Elles correspondent au niveau où les néphridies passent de la paroi du corps dans les mésentères latéraux, excessivement épais par suite du grand développement de la substance de soutien entre leurs deux feuillets. Les fig. 11 et 12 montrent que les canaux urinaires, quittant la paroi du corps, se dirigent à peu près horizontalement, d'abord de dedans en dehors en même temps que d'arrière en avant, puis franchement d'arrière en avant, pour aller s'ouvrir, d'une part, à la face interne des mésentères latéraux, par un entonnoir débouchant dans la chambre anale de la cavité du tronc (ces entonnoirs sont visibles tous les deux sur la fig. 11), et, d'autre part, à la face externe des mésentères latéraux, par un entonnoir débouchant dans la chambre orale de la cavité du corps (l'entonnoir oral gauche est seul visible sur la fig. 12). Comme je l'ai indiqué plus haut (p. 75), il arrive que les deux entonnoirs, anal et oral, d'une même néphridie se trouvent sur la même coupe transversale, auquel cas on a une image semblable à la fig. 32 de Benham (89), image dont la superposition des fig. 11 et 12, Pl. 2, peut d'ailleurs facilement donner l'idée. Les coupes qui renferment simultanément les deux entonnoirs d'une même néphridie présentent la plus grande ressemblance avec les coupes de *Ph. psammophila* intéressant l'ouverture supérieure des mésentères latéraux, fait sur lequel j'ai déjà suffisamment insisté ci-dessus (p. 75).

Sur la fig. 13, Pl. 2, on voit encore le bord inférieur de l'entonnoir oral droit, tandis que, sur la face anale (postérieure) des mésentères latéraux, on reconnaît un épais bourrelet épithélial, représentant le prolongement vers le bas de l'entonnoir anal de chaque néphridie. Ces deux bourrelets se retrouvent sur la fig. 14, également bien développés, tandis que, sur la fig. 15, le bourrelet du côté gauche est très réduit, par suite des connexions que contracte le mésentère latéral gauche avec l'intestin. Le bourrelet urinaire gauche ne se prolonge pas plus bas, tandis que le droit a une extension très grande, et se poursuit sur toute la portion œsophagienne du mésentère latéral (fig. 16).

Sur la coupe frontale représentée fig. 13, Pl. 3, on rencontre simultanément, de part et d'autre de l'anus, les deux pores urinaires et les deux entonnoirs par lesquels les néphridies s'ouvrent dans la chambre anale de la cavité du tronc. Sur le mésentère latéral droit se voit le bourrelet urinaire, prolongeant vers le bas l'entonnoir anal droit. La fig. 12, Pl. 3, s'applique à une coupe passant en arrière de celle qui vient d'être examinée. La partie terminale, horizontale, des canaux urinaires s'y voit coupée en travers, et, tandis que, du côté gauche, on reconnaît encore le pavillon urinaire anal, du côté droit, c'est le pavillon oral qui se rencontre. La superposition des images présentées par la néphridie droite sur les fig. 12 et 13, Pl. 3, montrera, encore une fois, l'existence d'un orifice, percé dans le mésentère latéral, orifice d'ailleurs reporté dans l'intérieur de la néphridie, par l'intermédiaire duquel

les chambres orale et anale de la cavité du tronc communiquent sous le diaphragme (cf. fig. 12, Pl. 6, *Ph. Sabatieri*). Sur la fig. 11, Pl. 3, coupe plus postérieure encore, on trouve chacun des canaux urinaires sectionné deux fois, par suite de la très forte incurvation qu'ils présentent.

A la différence des canaux urinaires de *Ph. psammophila*, composés d'une courte branche descendante et d'une branche ascendante plus longue en même temps que plus grosse, les canaux urinaires de *Ph. hippocrepia*, tout en formant également une anse d'un calibre assez uniforme, se composent en majeure partie de deux branches à peu près horizontales, l'une initiale, antéro-postérieure, l'autre terminale, postéro-antérieure. Ces deux branches sont réunies par une courte portion ascendante, oblique de dehors en dedans (fig. 11, Pl. 3).

Quant à la différence relative à ce que *Ph. hippocrepia* possède deux entonnoirs cœlomiques à chaque néphridie, et *Ph. psammophila* un seul, j'ai développé ci-dessus (p. 75) l'idée que cette différence est plus apparente que réelle, et peut se ramener, somme toute, à une différence dans l'étendue de l'orifice que présentent, à leur partie supérieure, les mésentères latéraux. Ce qui est caractéristique des espèces à deux paires d'entonnoirs cœlomiques, c'est l'existence d'un bourrelet épithélial, situé sur la face anale des mésentères latéraux et représentant un prolongement très étendu du bord inférieur de l'entonnoir anal. Ce bourrelet a été vu par Mc INTOSH (88) chez *Ph. Buskii*, et est parfaitement représenté, en *cos.* sur la fig. 4, Pl. 1, de cet auteur, qui n'a toutefois pas reconnu ses rapports avec les néphridies et y a soupçonné un organe sensoriel. BENHAM (89), par contre, a montré ce qu'était exactement le bourrelet en question. Chez *Ph. hippocrepia*, ce bourrelet a une extension beaucoup plus grande à droite qu'à gauche, par suite de la soudure qui s'établit, en dessous des néphridies, entre l'intestin et la face anale du mésentère latéral gauche. Il en est très probablement de même chez *Ph. australis* et *Ph. Buskii*, dont le mésentère latéral gauche se comporte exactement comme chez *Ph. hippocrepia*.

La fonction des néphridies est double: elle consiste en l'élimination au dehors des produits de la désassimilation et en l'évacuation des éléments sexuels, œufs et spermatozoïdes.

CORI (90) a vu les néphridies expulser en quantité les «corpuscules fusiformes» (dont il sera question à propos des corps adipeux), ce qui plaide bien en faveur de la nature résiduaire de ces éléments. D'autre part, tandis que BENHAM (89) mentionne qu'il n'a pas pu trouver de concrétions solides dans les cellules des néphridies (p. 141), CORI (90) y a observé de petites granulations brunâtres et réfringentes, dans lesquelles il a soupçonné des produits de désassimilation. J'ai, de mon côté, retrouvé ces granulations, mais exceptionnellement et en petit nombre. Aussi me paraît-il que le rôle des néphridies, dans la fonction urinaire, est plutôt dans l'élimination des produits de désassimilation flottant dans la cavité du corps, que dans l'excrétion proprement dite.

7. Tube digestif.

Wright (56), Allman (57) et Dyster (58) ont exactement reconnu que le tube digestif des *Phoronis*, incurvé en U, constitue une anse descendant jusqu'à l'extrémité inférieure du corps, l'anus étant situé à l'extrémité supérieure, en arrière de la bouche, dans la concavité du lophophore. Van Beneden (58) et Kölliker (64), par contre, n'ont pas vu la branche ascendante du tube digestif, et ont en conséquence cru à l'existence d'un canal alimentaire droit.

Caldwell (82) a distingué quatre divisions principales à l'anse digestive des *Phoronis:* œsophage, premier estomac, second estomac et intestin. La transition est très marquée, dit-il, entre les deux estomacs, dont le second forme une chambre très fortement ciliée et correspond à la courbure même de l'anse (p. 373).

McIntosh (88), d'autre part, a reconnu, comme faisant suite à la bouche, une portion pharyngienne, puis l'œsophage, beaucoup plus long, l'estomac proprement dit [ces trois portions constituant la branche descendante] et enfin, un rectum [branche ascendante].

Benham (89) a distingué: œsophage, estomac, intestin [= second estomac de Caldwell] et rectum [= intestin de Caldwell].

Andrews (90[1]) applique la terminologie de Caldwell, mais en désignant l'intestin sous le nom de rectum.

Cori (90), enfin, admet cinq divisions: œsophage [= pharynx de McIntosh; portion supérieure de l'œsophage de Caldwell, Benham et Andrews], préestomac (Vormagen) [= œsophage de McIntosh; portion inférieure de l'œsophage de C., B et A.], estomac [= premier + second estomac de Caldwell; estomac de Benham], intestin (Dünndarm) et rectum (Afterdarm) [= portion terminale de l'intestin de Caldwell, et du rectum de McI., B. et A.]. Comme on le voit, il existe une certaine confusion dans l'emploi de ces différents termes, ce qui tient en partie à ce que les auteurs n'ont pas tous reconnu les mêmes subdivisions à l'anse digestive. Ces divergences s'expriment le mieux par le tableau ci-dessous.

Caldwell	œsophage		1er estomac	2d estomac	intestin	
Benham	œsophage		estomac	intestin	rectum	
McIntosh	pharynx	œsophage	estomac	rectum		
Cori	œsophage	préestomac	estomac	intestin		rectum

Il convient de bien préciser que je distinguerai au canal alimentaire les mêmes subdivisions que Cori (90) — avec le rectum en moins — et leur appliquerai les mêmes dénominations.

La courbure du tube digestif est dorsale, j'entends par là que la concavité de l'anse est occupée par la face dorsale du canal alimentaire. La courte ligne bucco-anale étant considérée comme appartenant à la face dorsale de l'animal, la branche descendante du tube digestif est antérieure, et sa branche ascendante, postérieure. L'anse digestive est maintenue à peu près dans le plan médian par différents mésentères, que l'on peut, topographiquement (voir p. 68), distinguer en un mésentère médian (rattachant, d'une part, les deux branches de l'anse digestive entre elles, et, d'autre part, chacune des deux branches à la paroi du corps) et deux mésentères latéraux (le droit rattachant la branche descendante, et le gauche la branche ascendante du tube digestif à la paroi du corps). A ces mésentères principaux peuvent encore s'ajouter des brides mésentériques accessoires, sans grande extension, contribuant à suspendre la portion inférieure de la branche descendante. La portion supérieure de celle-ci donne, d'autre part, insertion à un grand nombre de fibres musculaires qui traversent radiairement la cavité du corps.

La bouche, orifice infundibuliforme, fortement déprimé en arrière, compris entre les deux rangées de tentacules et surplombé postérieurement par l'épistome, constitue l'entrée largement béante de l'œsophage, portion initiale de la branche descendante du tube digestif. Par ses angles postéro-latéraux, la bouche se continue avec les gouttières buccales, comprises entre les deux rangées des tentacules occupant les deux cornes du lophophore (fig. 6 et 7, Pl. 2).

L'œsophage, tube à parois épaisses, prend son origine dans l'infundibulum buccal, qui représente son entrée. A son début, l'œsophage est ovalaire ou réniforme (à concavité postérieure) à la coupe transversale. Mais, plus bas, son contour va s'arrondissant en même temps que son calibre diminue considérablement. Il va sans dire que sa lumière, fort large à l'entrée, se réduit en même temps que son calibre extérieur.

Sur les animaux contractés, la paroi de l'œsophage présente un grand nombre de plis, pour la plupart transversaux, qui donnent à sa lumière une section irrégulière.

L'œsophage ne représente qu'une portion relativement courte de la branche descendante du tube digestif, correspondant à la région supérieure du tronc, qui est la plus étroite du corps, et dans laquelle la musculature longitudinale pariétale n'est pas développée. C'est vers la limite inférieure de l'œsophage que se réunissent les deux branches du vaisseau efférent (latéral).

Sur le vivant, on constate que la paroi de l'œsophage présente une coloration semblable à celle du lophophore, cette coloration étant d'un jaune plus ou moins orangé (ceci ne s'applique qu'aux espèces pigmentées).

Au point de vue histologique, la paroi œsophagienne se compose d'un épithélium cylindrique très épais et fortement cilié, en continuité directe avec l'épithélium de la face inférieure de l'épistome, dont il ne se distingue en aucune façon. Les cellules constituant l'épithélium œsophagien sont extrêmement étroites, d'où résulte que leurs noyaux, bien que

fort allongés, sont très serrés et ne siégent pas tous au même niveau, bien que toujours vers le milieu de la hauteur de l'épithélium, c'est-à-dire que la profondeur de l'épithélium ne renferme pas ces noyaux allongés. En revanche, on y observe (fig. 10, Pl. 3) d'autres noyaux, beaucoup plus volumineux, ovalaires et moins chromatiques, déjà décrits par Cori (90, p. 522), et qui dénoncent l'existence d'une seconde catégorie de cellules, occupant la profondeur de l'épithélium œsophagien. Ces cellules sont très probablement en rapport avec la nappe nerveuse qui occupe, plus ou moins développée, la profondeur de tout l'épiderme, et se continue dans la paroi de l'œsophage. [L'ontogenèse apprend que l'œsophage de l'adulte n'est pas autre chose que l'œsophage larvaire persistant, d'origine ectodermique (stomodéum).]

L'épithélium œsophagien repose sur une membrane basale surtout épaisse dans la portion supérieure de l'organe, où elle forme une couche de soutien bien développée. Comme partout ailleurs, la substance constituant cette couche basale est homogène et sans cellules. En dehors d'elle viennent des fibres musculaires, beaucoup plus développées ici que sur n'importe quelle autre partie du tube digestif, et en grande majorité circulaires. La couche musculaire est recouverte par le péritoine, très mince. De nombreuses travées musculaires, en continuité avec les fibres circulaires de l'œsophage, s'irradient de cet organe et le rattachent à la paroi du corps, où elles se continuent également avec les fibres circulaires. On comprend que leur contraction doit avoir pour effet de dilater l'œsophage, à l'inverse des fibres musculaires développées sur la paroi de cet organe.

Le préestomac fait suite à l'œsophage et constitue de beaucoup la plus longue portion de la branche descendante du tube digestif. La limite entre l'œsophage et le préestomac n'est pas toujours bien accusée; elle est exceptionnellement brusque chez *Ph. Mülleri*, ainsi que je l'ai signalé et figuré dans une précédente occasion (03, fig. 1, Pl. 1). Le préestomac, s'étendant à travers toute la région moyenne du tronc, que j'ai aussi appelée région musculaire, est un tube dont le calibre l'emporte sur celui de l'œsophage, sa paroi étant, par contre, beaucoup plus mince que celle de cet organe. A la section, le préestomac présente généralement une forme polygonale, plus ou moins triangulaire, avec une face postérieure et deux faces antéro-latérales, forme provoquée par les tiraillements qu'exercent les trois mésentères maintenant le préestomac (fig. 20, Pl. 4, 16, Pl. 5). La face postérieure (morphologiquement dorsale) du préestomac donne insertion au vaisseau médian (afférent), tandis que sa face latérale gauche est suivie par le vaisseau latéral (efférent).

L'épithélium du préestomac est cubique, très faiblement cilié; ses noyaux sont ovalaires plus ou moins allongés.

D'après Cori (90, p. 523, fig. 7, Pl. 28), l'épithélium du préestomac n'est pas de hauteur uniforme, mais est constitué de bourrelets circulaires séparés par des sillons profonds. J'ai également observé cette disposition, apparente sur les coupes longitudinales, mais seulement chez des animaux contractés. Chez les animaux épanouis, au contraire, ce plissement, car je n'y vois pas autre chose, n'existe pas ou bien est à peine indiqué (fig. 20, Pl. 5).

ANDREWS (90[1], p. 448) a attiré l'attention sur l'existence, dans la paroi du préestomac («œsophage»), d'une bande de cellules glandulaires ciliées («a definite longitudinal ridge of ciliated gland-cells»), correspondant au vaisseau afférent. La région médio-dorsale de la paroi du préestomac, suivant laquelle celui-ci donne insertion au vaisseau afférent, se caractérise en effet par un épithélium plus épais et plus fortement cilié, à noyaux plus allongés et plus serrés (fig. 6, Pl. 5). ANDREWS a représenté cette disposition dans sa fig. 2 (p. 447) et TORREY (01), l'ayant constatée à son tour chez *Ph. pacifica*, l'a représentée par sa fig. 4 (p. 286). En réalité, chez toutes les espèces que j'ai étudiées, j'ai trouvé que la bande médiane postérieure de l'épithélium du préestomac était ainsi différenciée, de sorte qu'il s'agit très probablement d'une disposition générale. Elle est peu accusée chez *Ph. hippocrepia*. Je ne comprends pas pourquoi ANDREWS (90[1]) a qualifié de glandulaires les cellules constituant cette bande ciliée.

Le revêtement péritonéal du préestomac est excessivement mince et à peine reconnaissable, autrement que par ses noyaux très aplatis (fig. 20, Pl. 5), quand l'organe n'est pas contracté. CORI (90) n'a pu constater, dans la paroi de cette portion du tube digestif, que des fibres musculaires circulaires en très petit nombre et très peu développées (p. 524). Quant à moi, il m'a été impossible de mettre en évidence, même par l'hématoxyline ferrique — et ce sur des préparations montrant très nettement les fibres musculaires de la partie inférieure de l'intestin, dont il sera question plus loin — des fibres musculaires quelconques dans cette paroi, ce qui me permet d'affirmer en tout cas que ces fibres musculaires, pour autant qu'elles existent, sont excessivement grêles et peu nombreuses. L'absence totale de fibres musculaires longitudinales est d'ailleurs rendue probable par le fait que, quand l'animal se contracte, le préestomac, au lieu de se raccourcir de son côté, prend un trajet fortement ondulé.

Vers le bas, le préestomac va s'élargissant progressivement, en même temps que sa paroi s'épaissit. Il passe ainsi, graduellement, dans la région suivante du tube digestif, l'estomac. [L'ontogenèse apprend que le préestomac se forme, à la suite de la métamorphose, aux dépens de la portion antérieure, énormément dilatée, de l'estomac larvaire. La dénomination de «Vormagen», qui lui a été attribuée par CORI (90), est donc on ne peut mieux justifiée.]

L'estomac constitue une vaste dilatation de la portion inférieure de la branche descendante du tube digestif, logée dans l'ampoule terminale du tronc.

On a vu que CALDWELL (82), suivi par ANDREWS (90[1]), distingue deux estomacs successifs, dont le second, d'après CALDWELL, constitue «a small strongly ciliated chamber, where the gut doubles on itself at the end of the foot» (p. 373). Quant à BENHAM (89), il applique le nom d'«intestin» à un renflement de l'anse digestive, constituant la partie inférieure de la branche ascendante, ainsi que le montre sa fig. 24, et correspondant, dit-il (p. 136), au second estomac de CALDWELL. A vrai dire, il ne me paraît pas du tout certain que CALDWELL ait eu en vue, sous le nom de second estomac, une aussi grande étendue du tube digestif que celle que BENHAM qualifie d'intestin; CALDWELL ne parle, en effet, que d'une petite chambre

correspondant à la courbure même (lettre *p* du diagramme A, p. 383, de cet auteur), tandis que l'«intestin» de Benham, c'est toute la portion inférieure, située dans l'ampoule, de la branche ascendante du tube digestif.

Cori (90), d'autre part, n'a distingué qu'un seul estomac, se continuant immédiatement avec l'intestin tel qu'il l'entend [intestin plus la plus grande partie du rectum de Benham].

Tout comme Cori, je ne distinguerai qu'un estomac unique, représentant exclusivement la portion inférieure, logée dans l'ampoule, et fortement renflée, de la branche descendante du tube digestif. Cet estomac constitue une chambre ovoïde, à très épaisse paroi épithéliale.

L'épithélium stomacal est, comme tout l'épithélium digestif, un épithélium simple. Mais il présente des caractères très différents suivant les régions que l'on considère, et aussi suivant l'état d'activité physiologique de l'organe. Le long de sa ligne médio-dorsale, la paroi de l'estomac est creusée d'une gouttière ciliée longitudinale, plus ou moins accentuée, et représentant le prolongement vers le bas de la bande ciliée médio-dorsale du préestomac. Andrews (90[1]), qui a décrit cette gouttière stomacale en même temps que la bande ciliée du préestomac, la compare à la gouttière ciliée caractérisant le tube digestif de *Sipunculus* (p. 448). Tout comme dans la bande ciliée du préestomac, cette gouttière stomacale correspond exactement à la position du vaisseau afférent. Elle est surtout marquée dans la portion supérieure de l'estomac. Les noyaux y sont plus serrés et plus nombreux en même temps que plus chromatiques que dans le reste de l'étendue de l'épithélium, à l'exception, toutefois, du fond, autrement dit de la portion terminale de l'estomac, qui est entièrement tapissé par un épithélium semblable à celui de la gouttière ciliée.

Les faces latéro-ventrales de la région moyenne de l'estomac sont constituées d'un épithélium très particulier, qui s'élève, au moment de la digestion, en deux gros bourrelets, saillants dans la cavité stomacale, au sein desquels sont englobées les particules alimentaires (Diatomées, etc.). Ces deux bourrelets, irréguliers, subdivisés en un grand nombre de papilles inégales, correspondent, le gauche au vaisseau latéral (efférent) et le droit à une lacune sanguine du sinus péristomacal, symétrique de ce vaisseau (voir système sanguin). Ces deux portions de la paroi stomacale, au sein desquelles se fait la digestion intraépithéliale, peuvent être désignées sous le nom d'«aires digestives»; elles existent déjà chez l'Actinotroque [«digestive areas», Masterman (97)], qui possède le même mode de digestion. Quand l'épithélium stomacal est au repos, les deux bourrelets digestifs rentrent dans le niveau général et ne se distinguent plus des autres parties de la paroi que par l'absence de cils vibratiles et l'apparence spumeuse de leur surface.

Cori (90), quand il dit de l'épithélium stomacal qu'il est «aus Flimmerepithelzellen zusammengesetzt» (p. 524), semble bien admettre que la paroi de l'estomac est ciliée sur toute sa surface. Pourtant ses fig. 4 et 5 (Pl. 28), représentant des portions de l'épithélium stomacal à l'état de repos, ne montrent pas les cils vibratiles. Il est vrai qu'il en est de même pour sa fig. 6, Pl. 28, se rapportant pourtant à une portion de l'estomac qui se caractérise par une ciliation particulièrement forte. En réalité, sauf suivant la gouttière médio-dorsale et la partie

inférieure de l'estomac, les cils vibratiles sont fort peu visibles, et il est même souvent difficile de décider s'ils existent ou non. Malgré cela, je crois m'être bien convaincu que les cils vibratiles font défaut sur les «aires digestives» à l'état de repos et, bien plus certainement, quand elles sont en activité.

La fig. 6, Pl. 7, représente une coupe transversale dans une portion de la paroi stomacale, au niveau de l'aire digestive gauche, partiellement soulevée en un bourrelet digestif. Ce bourrelet apparaît comme une boursouflure pédiculée, comme une hernie de l'épithélium stomacal à l'intérieur de la cavité de l'organe. La saillie ainsi constituée correspond exactement à l'endroit où le vaisseau latéral s'insère sur la paroi stomacale (le mésentère vasculaire est seul visible sur la figure). Le bourrelet digestif apparaît comme une masse protoplasmique syncytiale lobulée et creusée de nombreuses vacuoles irrégulières, renfermant, soit des particules alimentaires, soit des débris résiduaires; d'autres vacuoles ont un contenu clair. Le bourrelet est semé de noyaux ovalaires peu allongés, ne se distingant en rien de ceux qui sont restés en place dans les portions non soulevées de l'épithélium. La transition entre ces portions à disposition épithéliale régulière et le bourrelet d'apparence syncytiale est ménagée par le pédicule, dont l'axe renferme une véritable traînée de noyaux, partant de la profondeur de l'épithélium pour aller se disséminer dans le bourrelet. A en juger par la fig. 6, Pl. 7, il semble que, dans ce cas particulier, les noyaux peuplant le bourrelet proviennent seulement de la portion d'épithélium s'étendant en avant (en haut sur la figure) du pédicule; cette portion de l'épithélium est, en effet, beaucoup moins riche en noyaux que celle qui s'étend en arrière du pédicule, et ceux qui s'y trouvent, logés dans la profondeur, sont orientés de telle sorte que leur grand axe est parallèle à la surface.

J'ai dit que le bourrelet digestif présentait l'aspect d'un syncytium. Aucun ordre ne peut être reconnu dans la disposition des noyaux à l'intérieur de la masse protoplasmique, celle-ci n'accusant d'autre part aucune subdivision en territoires cellulaires distincts. Jusqu'où va la perte d'individualité des cellules épithéliales passées dans le bourrelet d'apparence syncytiale, c'est ce qui me paraît difficile à décider, en présence du fait que le bourrelet, une fois son activité momentanément terminée, cesse d'exister en tant que bourrelet, le pseudo-syncytium reprenant la disposition épithéliale. Cette circonstance est bien faite pour rendre probable que la disposition syncytiale n'est qu'apparente, et que les cellules conservent leur individualité au sein du bourrelet.

D'après Cori (90), les papilles épithéliales en activité renferment généralement un canal axial, que cet auteur suppose représenter un capillaire sanguin. La paroi de ce canal serait constituée par une membrane extrêmement mince, comportant des noyaux très aplatis, se colorant fortement (p. 525). Cori croit avoir reconnu des globules sanguins dans ces capillaires, ce qui, pense-t-il, explique que l'on rencontre des globules sanguins, non seulement dans l'intérieur de la papille digestive, mais aussi dans la cavité stomacale elle-même (p. 526). Quant à moi, je n'ai jamais observé de capillaires à l'intérieur des papilles digestives, pas plus que je n'ai rencontré de globules sanguins, ni dans ces papilles, ni dans la cavité de

l'estomac. Je ne puis donc que mettre sérieusement en doute l'exactitude de l'exposé de Cori au sujet de l'existence de prolongements du système circulatoire dans l'épaisseur de la paroi stomacale.

Entre la face profonde de l'épithélium stomacal et la splanchnopleure est interposé le sinus péristomacal, réseau de lacunes sanguines baignant directement la base des cellules digestives, l'endothélium qui tapisse les espaces sanguins étant très probablement discontinu (voir à appareil circulatoire). Le revêtement mésodermique de l'estomac, constituant la paroi externe du sinus péristomacal, est formé d'une membrane conjonctivo-musculaire très mince (dont les éléments musculaires sont extrêmement peu développés), recouverte par des cellules péritonéales fortement aplaties.

A sa partie inférieure, l'estomac s'étrangle brusquement, pour se continuer, au niveau même de la courbure de l'anse digestive, avec la branche ascendante de celle-ci.

L'intestin. Caldwell (82) a entendu sous ce nom toute la partie du tube digestif qui fait suite à son «second estomac», ce second estomac correspondant, pour autant que je comprenne, à la toute petite portion du tube digestif qui constitue la courbure même de l'anse (à moins que ce ne soit la portion terminale de l'estomac, tel que l'entend Cori, portion qui se distingue effectivement par ses caractères histologiques); en tout cas, l'intestin, pour Caldwell, c'est toute la branche ascendante. Pour Benham (89), d'autre part, bien qu'il dise que l'intestin est, à ses yeux, le second estomac de Caldwell, sa fig. 24, représentant une extrémité inférieure de profil à gauche, montre fort clairement qu'il entend par intestin (*int.* et *int.'*) toute la portion inférieure de la branche ascendante du tube digestif, logée dans l'ampoule, tandis qu'il applique le nom de rectum à tout le reste de la branche ascendante. Cori (90) enfin, donne le nom d'intestin (Dünndarm) à toute la branche ascendante du tube digestif, moins sa partie terminale, logée dans la papille anale, à laquelle il réserve le nom de rectum. [Il convient de faire remarquer ici que la fig. 11, Pl. 22, de Cori (90) représente une extrémité inférieure de profil à droite, et que c'est par erreur que la branche de gauche du tube digestif a reçu, sur cette figure, la désignation de *Vm.* (Vormagen), au lieu de *Dd.* (Dünndarm), ce qui résulte clairement de ce que la branche de droite est caractérisée comme descendante par l'estomac, qui la termine inférieurement.]

La portion inférieure de l'intestin, logée dans la partie renflée (ampoule) du corps de l'animal, se distingue de la plus grande partie de la branche ascendante du tube digestif, non seulement par un calibre notablement plus considérable, mais aussi par ses caractères histologiques. La portion inférieure de l'intestin, circulaire ou ovalaire à la coupe transversale, possède une paroi épaisse et relativement bien ciliée. L'épithélium constituant cette paroi est cylindrique, les noyaux, ovalaires, siégeant dans la moitié inférieure des cellules. Ce qui est spécial à cette région, c'est l'existence, sous le péritoine, d'une couche de fibres musculaires longitudinales bien développées (fig. 24, Pl. 4). Ce sont les seules fibres musculaires longitudinales que j'aie pu mettre en évidence dans toute la paroi du tube digestif. Je les ai vues

aussi bien sur des coupes longitudinales que sur des coupes transversales, mais n'ai pu reconnaître, dans cette partie du tube digestif, aucune indication de fibres circulaires.

La portion inférieure, renflée, de l'intestin passe graduellement à la portion suivante, représentant de beaucoup la plus grande partie de la branche ascendante du tube digestif, et traverse toute la région moyenne et la région supérieure du tronc. Dans cette portion de son étendue, l'intestin [rectum de McIntosh (88), Benham (89), et Andrews (90[1])], très grêle, consiste en un tube à paroi mince, généralement triangulaire à la coupe transversale, par suite des tractions qu'exercent sur lui les trois mésentères qui le rattachent à la paroi du corps (fig. 20, Pl. 4, 6, 16, Pl. 5, etc.).

L'épithélium des régions moyenne et supérieure de l'intestin est cubique et à noyaux ovalaires. Les cils vibratiles y sont un peu plus développés que dans le préestomac.

Quant au revêtement péritonéal, il ne présente rien de particulier. Tout comme sur le préestomac, avec lequel l'intestin a la plus grande analogie, les fibres musculaires, pour autant qu'elles existent, sont si peu développées qu'il est bien difficile de les mettre en évidence.

D'après Cori (90), la portion moyenne de l'intestin aurait un épithélium plissé. D'après moi, de même que pour le préestomac, ce plissement ne s'observe que sur les animaux contractés.

Le rectum est, pour Cori (90), la portion terminale du tube digestif, très courte, et située dans la papille anale. Cet auteur pense que le rectum est formé par une invagination ectodermique [c'est-à-dire qu'il constituerait un proctodéum]; ce qui explique, dit-il, que les éléments du rectum sont très semblables à ceux de la papille anale (p. 528). Mais, comme on le verra plus loin, l'ontogénèse paraît bien démontrer qu'il ne se forme pas de proctodéum au cours du développement embryonnaire, l'intestin larvaire étant entièrement endodermique. Or, l'intestin de l'adulte n'étant autre chose que l'intestin larvaire fortement étiré au cours de la métamorphose et consécutivement à celle-ci, le rectum ectodermique, s'il existe, ne peut avoir été formé qu'après la métamorphose. Celle-ci comporte, entre autres phénomènes, l'invagination de la paroi du tronc larvaire à l'intérieur du «métasome» évaginé, de telle sorte que l'anus larvaire, terminant l'intestin endodermique, débouche au fond d'un cul-de-sac ectodermique. Vu le défaut d'observations positives au sujet du sort ultérieur de ce cul-de-sac ectodermique, on ne peut pas rejeter a priori la possibilité de la formation d'un rectum à ses dépens. Toutefois, il m'est fort difficile de reconnaître un rectum tel que l'a décrit Cori. Pour moi, ce qui existe simplement, c'est une dépression peu profonde, occupant le sommet de la papille anale et au fond de laquelle débouche l'anus. Cette dépression, délimitée par le même épithélium spécial que la papille anale (voir p. 40), n'est très probablement rien d'autre que le reste du cul-de-sac ectodermique formé au cours de la métamorphose aux dépens de la paroi du tronc larvaire. Ce que Cori considère comme rectum ectodermique, je crois devoir le qualifier de simple dépression du sommet de la papille anale, trop peu

profonde pour constituer un rectum. Ce que Cori considère comme anus n'est donc, d'après moi, que l'entrée de la dépression en question.

Alimentation. D'après M^c^Intosh (88), on trouve dans l'estomac de *Ph. Buskii*: «Foraminifera, Radiolarians, Diatoms, spicules of Echinoderms and Sponges, with other organic debris. Very little mud and few or no sand-grains occur in the intestine . . .» (p. 16). Pour ma part, je suis d'accord avec Cori (90), qui indique que la nourriture des *Phoronis* se constitue principalement de Diatomées et de Protozoaires (p. 526). Ce sont, en effet, les seuls corps étrangers que j'aie rencontrés dans le tube digestif de ces animaux. Aussi l'assertion de M^c^Intosh, d'après laquelle il s'y trouverait des spicules d'Echinodermes et d'Eponges, ainsi que de la vase et des grains de sable, me paraît-elle fort étrange. Rien n'autorisant pourtant à mettre les observations de M^c^Intosh en doute, il faudrait supposer que *Ph. Buskii* se nourrit, à la différence des autres espèces, d'êtres non exclusivement microscopiques.

La préhension des aliments est réalisée par l'effet des courants provoqués par les battements des cils vibratiles des tentacules garnissant le lophophore. Ces courants déterminent un tourbillon aboutissant à la bouche (courant si violent qu'il peut entraîner, dans un mouvement de rotation sur elles-mêmes, les têtes autotomisées). Les particules alimentaires sont vraisemblablement amenées à l'entrée du tube digestif par les deux gouttières buccales, représentant, de part et d'autre de la bouche, le fond des espaces compris entre les deux rangées de tentacules. Les tentacules peuvent sans doute opérer un certain choix entre les particules venant en contact avec eux, mais c'est très probablement à l'épistome que revient avant tout le rôle de trieur de la nourriture; véritable lèvre supérieure excessivement mobile et richement pourvue d'éléments nerveux, il peut, à n'en pas douter, repousser ou laisser passer telle particule solide plutôt que telle autre. Une fois que l'épistome a permis le passage de la proie, celle-ci doit être entraînée rapidement dans l'œsophage béant, la déglutition étant assurée à la fois par les battements énergiques des cils vibratiles de la paroi œsophagienne, ainsi que par les contractions que lui permettent ses couches musculaires et les dilatations provoquées par les fibres musculaires radiaires rattachant l'œsophage à la paroi du corps.

De l'œsophage, les aliments tombent rapidement dans l'estomac, traversant le préestomac sans s'y arrêter, et sans y subir de modifications. Arrivées à l'estomac, les particules alimentaires ne tardent pas à être saisies par les papilles proéminentes des aires digestives; elles sont englobées dans ces papilles et digérées au sein même de l'épithélium stomacal. Les détritus, carapaces de Diatomées etc., sont rejetés dans la cavité digestive et tombent dans le fond de l'estomac, d'où ils sont poussés, par le tourbillon rapide provoqué par la ciliation puissante de cette partie de l'organe, dans la partie inférieure de l'intestin. Là, les débris alimentaires tournoient encore pendant un certain temps, se ramassant en pelotes, qui passent dans la portion moyenne et grêle de l'intestin. Les excréments sont représentés par des fèces

fusiformes, parfois longues de près de 1 mm, déjà observées par Wright (56[2]): «peculiar fusiform fæces, which form so striking a feature in the economy of *Plumatella*».

Les produits assimilés au cours de la digestion se présentent sous la forme de gouttelettes d'apparence graisseuse, ou de sphérules vitelloïdes, qui s'observent parfois en grande quantité dans la profondeur des cellules stomacales. Ces gouttelettes ou sphérules sont identiques à celles qui se rencontrent dans les corps adipeux (voir plus loin). Il faut admettre qu'elles tombent du fond des cellules digestives dans le sinus péristomacal, qui les baigne, et passent par là dans le système circulatoire, par l'intermédiaire duquel elles peuvent s'accumuler dans les corps adipeux.

8. Appareil circulatoire.

L'appareil circulatoire des *Phoronis* ne pouvait pas manquer d'attirer l'attention des observateurs et, de fait, tous les auteurs qui se sont occupés de l'anatomie de ces animaux se sont étendus, souvent fort longuement, sur leurs dispositions vasculaires. Aussi ce système sanguin peut-il être considéré comme bien connu dans ses grands traits, ce qui n'empêche pas que certains détails ne paraissent pas avoir été bien compris jusqu'à présent.

L'appareil circulatoire des *Phoronis* est entièrement clos, et consiste essentiellement en deux vaisseaux longitudinaux, qui parcourent la plus grande partie du tronc, et communiquent l'un avec l'autre, tant inférieurement, par l'intermédiaire d'un sinus péristomacal, que supérieurement, par l'intermédiaire d'un complexe vasculaire lophophoral.

Région du tronc. Les deux vaisseaux longitudinaux suivent l'un et l'autre la branche descendante du tube digestif, à laquelle ils se rattachent par des mésentères. L'un d'eux court suivant la ligne médio-dorsale de la branche descendante du tube digestif, c'est-à-dire dans la concavité de l'anse digestive et dans la chambre anale droite de la cavité du corps: c'est le vaisseau médian ou afférent au lophophore, autrement dit encore, ascendant. L'autre vaisseau longitudinal suit la face latérale gauche de la branche descendante du tube digestif et est logé dans la chambre orale gauche de la cavité du corps: c'est le vaisseau latéral, efférent ou descendant. Wright (56[2]) a appliqué au premier de ces vaisseaux le nom d'artère, et au second celui de veine; mais van Beneden (58) alors qu'il ignorait encore les observations de Wright, a fort justement fait remarquer que le sang du vaisseau afférent est veineux, le sang du vaisseau efférent étant au contraire artériel.

Le vaisseau médian est d'un calibre plus restreint que le vaisseau latéral. Il se prolonge plus bas, au contact de la paroi de l'estomac, se perdant moins vite dans le sinus péristomacal que le vaisseau latéral. Ce dernier se caractérise par un cours plus sinueux et, en outre, par cette particularité qu'il porte sur tout son trajet des capillaires en cæcum, surtout nombreux dans sa partie inférieure (et limités à cette région chez *Ph. Mülleri*). D'après

van Beneden (58), Dyster (58) et Kowalevsky (67), un certain nombre de ces capillaires constitueraient des anastomoses entre les deux vaisseaux longitudinaux, mais cette opinion n'a jamais été confirmée par les auteurs plus récents, et je n'ai pas non plus observé ces anastomoses.

D'après Kowalevsky (67, fig. 3, Pl. 1) et Benham (89, fig. 24), les deux vaisseaux longitudinaux passent directement l'un dans l'autre au niveau de la courbure de l'anse digestive. Je n'ai jamais pu vérifier l'existence d'une semblable disposition, mais ai toujours vu les deux vaisseaux longitudinaux s'ouvrir, par écartement des deux feuillets de leur mésentère, dans le sinus péristomacal.

Le sinus péristomacal est un espace lacunaire interposé entre la paroi de l'estomac et la splanchnopleure. Vers le haut, ce sinus se continue dans les deux vaisseaux longitudinaux, représentant des parties séparées du même espace rétropéritonéal, tandis que, vers le bas, le sinus péristomacal se prolonge jusque sur la partie inférieure, renflée, de la branche ascendante du tube digestif, puis s'arrête par suite de l'application étroite de la splanchnopleure sur l'intestin proprement dit.

Cori (90) a représenté, fig. 11, Pl. 22, une extrémité inférieure de *Phoronis*, vue de côté, et montrant parfaitement le sinus péristomacal, entourant, non seulement l'estomac, mais aussi la partie inférieure de la branche ascendante du tube digestif. Mais il faut remarquer que Cori a désigné comme préestomac (*Vm*) celle des deux branches de l'anse digestive qui se trouve à gauche sur sa figure, comme si cette branche était la descendante. Selon moi, il y a là une confusion manifeste, la branche descendante étant au contraire à droite sur la figure en question, caractérisée qu'elle est par l'estomac, qui la termine inférieurement. L'ampoule que représente la fig. 11, Pl. 22, de Cori est donc vue de profil à droite, et non de profil à gauche, comme pourrait le faire croire la désignation de préestomac (*Vm*) appliquée à la branche gauche du tube digestif. C'est ce qui explique d'ailleurs que le vaisseau latéral n'est pas visible sur cette figure, car, situé sur la face gauche de la branche descendante du tube digestif, il est masqué par celle-ci.

La splanchnopleure, délimitant extérieurement le sinus péristomacal, n'est pas entièrement libre de la face profonde de l'épithélium digestif, mais présente au contraire avec celle-ci des adhérences localisées, de telle sorte que le sinus péristomacal ne constitue pas un espace indivis, mais bien un système de lacunes confluentes, formant un réseau irrégulier. Cette disposition ne peut guère se vérifier sur les coupes, attendu qu'il est bien difficile d'y reconnaître, dans les endroits où le sinus péristomacal n'est pas ouvert, s'il y a adhérence permanente de la splanchnopleure à l'épithélium digestif, ou bien simplement application de ces deux couches l'une sur l'autre. Mais j'ai pu, par l'examen sur le vivant de jeunes exemplaires de *Ph. Sabatieri*, obtenus par la métamorphose, m'assurer que le sinus péristomacal est bien constitué par un réseau de lacunes, mises en évidence par le sang qui les parcourt.

On a vu que le sinus péristomacal assure la communication entre les deux vaisseaux longitudinaux, le vaisseau latéral, descendant, se perdant dans ce sinus, tandis que le vaisseau médian, ascendant, y prend au contraire son origine. Chacun des troncs longitudinaux ne

s'ouvre pas en une seule fois dans le réseau péristomacal, mais bien par un grand nombre d'orifices distincts, disposés de distance en distance, et consistant en un écartement localisé des deux feuillets constituant le mésentère vasculaire. A leur partie inférieure, à la hauteur de la courbure intestinale, les deux vaisseaux longitudinaux cessent d'être distincts du réseau péristomacal, représenté à ce niveau par des voies particulièrement larges, correspondant, sans doute, à ce que Kowalevsky (67) et Benham (89) ont considéré comme une communication directe entre les deux vaisseaux longitudinaux.

Les capillaires cœcaux, flottant librement dans la cavité du corps, sont greffés sur le vaisseau latéral, et ce sur tout son trajet, sauf chez *Ph. Mülleri*, où ils sont limités à sa partie terminale, siégeant dans l'ampoule inférieure du tronc. Chez toutes les espèces, c'est à ce niveau que les capillaires cœcaux sont le plus nombreux et le plus développés. Dans cette région, qui est celle de l'estomac, les capillaires ne s'irradient pas seulement du vaisseau latéral, c'est-à-dire dans la chambre orale gauche de la cavité du corps, mais aussi, bien qu'en moindre nombre, dans la chambre orale droite, partant d'un espace particulièrement développé du sinus ou réseau péristomacal, symétrique, par sa position, du vaisseau latéral. Enfin, de très nombreux capillaires se détachent de cette partie du réseau péristomacal qui occupe la convexité de l'anse digestive, ces capillaires se logeant dans la région terminale, dépassant le tube digestif, de l'ampoule (fig. 13, Pl. 8).

Les capillaires cœcaux sont indivis, non ramifiés. Toutefois, chez *Ph. australis*, Benham (89) les a décrits (branching cæca, p. 139) et figurés (fig. 23 et 24) comme ramifiés. Cette disposition, dont rien ne m'autorise à mettre l'existence en doute, constitue une particularité propre à *Ph. australis*.

Soit dit dès maintenant qu'il se développe, dans la région de l'ampoule, sur le vaisseau latéral et les capillaires qui en partent, ou bien sur ces derniers seulement, un tissu particulier, le tissu vaso-péritonéal (Gefäßperitonealgewebe) de Cori (90), constituant les corps adipeux de Kowalevsky (67), tissu au sein duquel se différencient les produits sexuels. Ce tissu vaso-péritonéal se développe également sur les capillaires de la chambre orale droite, mais beaucoup moins que du côté gauche.

Envisageons maintenant la partie du système circulatoire logée dans l'extrémité supérieure de l'animal.

Tandis que le vaisseau médian arrive jusqu'au diaphragme et le traverse [Benham (89, p. 138) dit que, chez *Ph. australis*, le vaisseau médian se divise en deux branches immédiatement en dessous du septum, chacune des branches traversant ce dernier; mais sa fig. 23 me paraît bien montrer la subdivision comme se produisant au dessus du septum], le vaisseau latéral, à une hauteur correspondant approximativement à la limite entre l'œsophage et le préestomac, se subdivise en deux branches, dont l'une, gauche, continue en ligne droite, tandis que l'autre, droite, se porte vers la droite en passant en avant de l'œsophage, de telle sorte qu'au moment où elles traversent le diaphragme, les deux branches du vaisseau latéral sont parfaitement symétriques (fig. 15 à 17, Pl. 4, fig. 14, Pl. 5). L'œsophage, à ce niveau, est à peu

près réniforme à la coupe transversale, sa face postérieure étant déprimée. Le vaisseau médian, au moment où il traverse le diaphragme, occupe le milieu de la face postérieure, concave, de l'œsophage, tandis que les deux branches du vaisseau latéral répondent aux angles postéro-latéraux de la figure réniforme (fig. 13, Pl. 5).

Région du lophophore. Nous en arrivons à la partie du système vasculaire située au dessus du diaphragme, c'est-à-dire dans le lophophore. La plupart des auteurs ont décrit plus ou moins explicitement la portion lophophorale du système sanguin comme se composant essentiellement d'un vaisseau annulaire, entourant l'œsophage, et de vaisseaux tentaculaires partant de cet anneau vasculaire périœsophagien. Wright (56[2]) a déjà constaté que le vaisseau sur lequel se greffent les capillaires des tentacules est double, subdivisé en un espace «artériel» (afférent) et un espace «veineux» (efférent). A son tour, Caldwell (82) a parlé de deux vaisseaux, l'un afférent, l'autre efférent, externe par rapport au premier, suivant l'un et l'autre la base des tentacules et en communication tous deux avec les capillaires tentaculaires. Benham (89) a décrit la même disposition chez *Ph. australis* et, plus nouvellement, Ikeda (01, p. 584) s'est également prononcé en faveur de la subdivision complète du vaisseau circulaire en deux espaces superposés, afférent et efférent, chez *Ph. Ijimai* et *Ph. hippocrepia*. Cori (90), par contre, a contesté que, chez *Ph. psammophila*, le vaisseau lophophoral, ainsi qu'il appelle le vaisseau fournissant aux tentacules (vaisseau qu'il considère comme annulaire), soit double; mais il admet l'existence, dans la cavité de ce vaisseau, d'une membrane horizontale, constituant une valvule (Klappenvorrichtung, p. 543), qui subdivise, incomplètement, la cavité vasculaire en un espace supérieur, dans lequel débouchent les capillaires tentaculaires, et un espace inférieur, plus grand que le premier.

Str. Wright (56[2]) me paraît avoir compris les dispositions vasculaires lophophorales mieux qu'aucun de ses successeurs, et j'estime que sa description, faite d'après l'examen des animaux vivants, mérite d'être citée. Il parle d'une «artery [vaisseau médian ou afférent] which passed up the axis of the body in close connexion with the gullet, until it arrived at the tentacular cup on its concave side; it there divided at right angles into two branches, which passed within and around the tentacular cup, and sent a capillary twig into each of the tentacles . . . . . The blood, after momentarily resting in the capillaries . . . . . returned in a regularly flowing stream along the venous system . . . . . first detected as four branches, viz. one from the outside, another from the inside, of each of the horns of the crescentic tentacular cup. The two branches on each side immediately united and the two vessels thus formed encircled the gullet, and united to form a single vein [vaisseau latéral ou efférent], which traversed the axis of the body on the side of the gullet opposite to that occupied by the artery». Plus loin, l'auteur déclare ne pas avoir pu observer le mode de communication entre les capillaires des tentacules et le système veineux (efférent), mais ce qui est essentiel, c'est qu'il a reconnu la subdivision du vaisseau lophophoral en deux espaces, l'un afférent, l'autre efférent.

A l'exemple de Cori (90) j'appliquerai le nom de vaisseau lophophoral au vaisseau sur lequel s'embranchent les capillaires tentaculaires; mais, tandis que Cori considère comme arc postérieur de ce vaisseau une branche horizontale transversale dans laquelle débouche, au dessus du diaphragme, le vaisseau médian, branche qui fournirait les capillaires des tentacules de la rangée interne (p. 543), j'ai constaté que ce soi-disant arc postérieur du vaisseau lophophoral est sans rapport avec les capillaires tentaculaires, et ne fait pas partie du vaisseau lophophoral. En réalité, le vaisseau lophophoral n'est pas annulaire: il suit, d'une manière générale, la base des tentacules, c'est-à-dire qu'il présente la forme d'un fer à cheval à convexité antérieure, dont les deux branches seraient repliées vers l'intérieur, les extrémités libres de ces deux branches s'arrêtant tout près l'une de l'autre, mais sans se rejoindre, de part et d'autre du plan médian, en arrière de la bouche. Cette forme assez simple du vaisseau lophophoral, réalisée chez les jeunes animaux ainsi qu'au cours de la régénération (voir à régénération du système sanguin lophophoral), se complique par la production de diverticules partant des endroits où les deux branches du fer à cheval se recourbent en dedans, diverticules qui se logent dans les deux cornes du lophophore. La partie antérieure du fer à cheval vasculaire constitue un grand arc un peu plus que semi-circulaire, en rapport avec les capillaires des tentacules situés en avant et sur les côtés de la bouche, tandis que les deux branches du fer à cheval, repliées dans sa concavité, sont en connexion avec les capillaires tentaculaires post-buccaux, les diverticules vasculaires portant les capillaires des tentacules occupant les deux cornes du lophophore. Le vaisseau lophophoral, fer à cheval grandement modifié, ne se trouve pas, à beaucoup près, dans un même plan horizontal (perpendiculaire au grand axe du corps de l'animal). L'arc antérieur se trouve le plus bas (de même que ce sont les tentacules prébuccaux dont l'insertion se fait le plus bas sur le lophophore), tandis que les branches post-buccales et les diverticules vasculaires sont fortement relevés vers leur extrémité distale.

Conformément aux observations de Wright (56²), Caldwell (82), Benham (89) et Ikeda (01), j'ai constaté, chez toutes les espèces que j'ai examinées, que le vaisseau lophophoral est entièrement subdivisé en deux espaces parallèles superposés, dont l'un est en rapport avec le vaisseau médian, afférent, tandis que l'autre communique avec les deux branches du vaisseau latéral, efférent. Le vaisseau lophophoral est donc double, constitué par deux arçs juxtaposés, l'un afférent et l'autre efférent par rapport aux capillaires tentaculaires. Ceux-ci sont insérés sur le vaisseau lophophoral suivant la cloison subdivisant ce vaisseau en deux arcs, de telle sorte que les capillaires tentaculaires sont eux-mêmes subdivisés, à leur base, en deux espaces distincts, s'ouvrant l'un et l'autre dans la partie indivise de ces capillaires, par l'intermédiaire de laquelle les deux arcs, afférent et efférent, du vaisseau lophophoral communiquent entre eux.

Maintenant que l'on a vu que la portion post-buccale du vaisseau lophophoral est formée par les deux branches, recourbées en dedans, du fer à cheval vasculaire, il faut nous demander à quoi correspond le vaisseau transversal, considéré par Cori (90) comme constituant

l'arc postérieur du vaisseau lophophoral, erronément regardé comme annulaire. Cette branche horizontale, dans laquelle débouche le vaisseau médian, représente, en fait, le résultat de la subdivision à angles droits, tout comme l'a décrite Str. Wright, de ce vaisseau médian, de sorte que, si le vaisseau latéral se bifurque en Y, bien en dessous du diaphragme, le vaisseau médian se bifurque en T immédiatement au dessus de cette cloison. Les deux branches du T afférent et les deux branches de l'Y efférent se perdent dans le vaisseau lophophoral vers la base des diverticules vasculaires, c'est-à-dire de part et d'autre du plan médian, dans la région où les deux branches du fer à cheval se recourbent vers l'intérieur. Le T afférent (vaisseau médian) est, bien entendu, en rapport avec l'arc afférent du vaisseau lophophoral, tandis que l'Y efférent (vaisseau latéral) est relié à l'arc efférent du vaisseau lophophoral.

La fig. *e* du texte, donnée à propos de la régénération du système sanguin lophophoral, représente un schéma de la portion supérieure de l'appareil vasculaire, vu par la face anale en même temps que d'en haut. On y reconnaît le vaisseau lophophoral, avec son arc antérieur, les deux branches post-buccales et les diverticules vasculaires partant des points où ces branches se continuent avec l'arc antérieur. Tout le vaisseau lophophoral est subdivisé en deux espaces superposés, le supérieur, afférent, étant entièrement visible, tandis que l'inférieur, efférent, est en partie masqué. Les vaisseaux tentaculaires ont été laissés de côté, mais leur insertion sur le vaisseau lophophoral se fait suivant la ligne de séparation des arcs afférent et efférent. Cette figure montre en outre le vaisseau médian, constituant le T afférent, et le vaisseau latéral, représentant l'Y efférent.

La fig. 10, Pl. 6, est une reconstitution demi-schématique de l'appareil circulatoire lophophoral, vu d'en haut, d'après une série de coupes transversales d'un lophophore de *Ph. Sabatieri* (des portions de quatre de ces coupes, suivies de bas en haut, se trouvent représentées par les fig. 6 à 9, Pl. 6). La fig. 10, Pl. 6, montre le vaisseau lophophoral avec les capillaires tentaculaires qui en partent et les troncs qui mettent, au dessus du diaphragme, les vaisseaux longitudinaux en communication avec le vaisseau lophophoral, savoir les deux branches en lesquelles se divise le vaisseau médian, représentant la barre du T afférent, et les portions supérieures de ces deux branches du vaisseau latéral, représentant l'Y efférent.

Les fig. 11 à 13, Pl. 6, coupes longitudinales obliques, menées suivant les lignes *AA*, *BB* et *CC* de la fig. 10, Pl. 6, sont également très démonstratives en ce qui concerne le système vasculaire lophophoral, et j'aurai à y revenir à propos de l'examen détaillé des différentes parties constituant ce système.

Il convient encore de citer, comme particulièrement heureuse, la fig. 2, Pl. 3, figure réelle, représentant une coupe transversale (un peu oblique de bas en haut et d'avant en arrière, mais parfaitement symétrique) à travers le lophophore de *Ph. Kowalevskyi*, et montrant l'ensemble du vaisseau lophophoral: son arc antérieur, subdivisé en deux espaces parallèles, ses diverticules, situés dans les cornes du lophophore, et ses deux branches post-buccales. Une quantité d'autres figures sont encore très instructives relativement au système

vasculaire lophophoral, mais je ne puis entrer dans la description détaillée de chacune d'elles et dois me borner à les signaler. Ce sont surtout les fig. 8 et 9, Pl. 2, 10 à 12, Pl. 4, 10 à 12, Pl 5.

Enfin, j'attirerai l'attention sur le fait que l'étude de la régénération du système vasculaire lophophoral, au sujet de laquelle je donne plus loin quelques renseignements, est d'un grand secours pour la compréhension de la disposition définitive.

Maintenant que nous avons vu quelles sont, dans leurs grandes lignes, les dispositions vasculaires lophophorales, il reste à préciser certains détails volontairement laissés de côté.

L'examen des animaux vivants ne permet pas de reconnaître exactement la constitution de l'appareil vasculaire lophophoral, les branches postérieures, incurvées en dedans, du vaisseau en fer à cheval échappant à l'examen. C'est ce qui explique que ces branches, qu'il n'est pas non plus toujours facile de distinguer sur les coupes, n'ont pas été décrites jusqu'ici. Sur le vivant, on ne distingue du vaisseau lophophoral que le demi-cercle qui entoure l'œsophage en avant et sur les côtés, avec les diverticules le prolongeant dans les deux cornes du lophophore. On reconnaît le vaisseau médian, bifurqué en T au dessus du diaphragme, sa barre horizontale réunissant l'un avec l'autre les deux diverticules et paraissant constituer l'arc postérieur du vaisseau lophophoral, qui semble vraiment circulaire; on reconnaît enfin les deux branches en Y du vaisseau latéral ou efférent, partant du vaisseau lophophoral à la base des diverticules, c'est-à-dire à l'endroit même où le vaisseau lophophoral reçoit les deux extrémités de la barre du T afférent. On en arrive tout naturellement à croire que les capillaires des tentacules post-buccaux naissent de cette barre du T afférent; et c'est en effet ce que dit Cori (90, p. 543), d'après lequel les capillaires des tentacules de la rangée interne partent des extrémités de l'arc postérieur du vaisseau lophophoral (la barre du T). Ce dont l'examen du vivant permet parfaitement de se rendre compte, c'est que le vaisseau lophophoral est subdivisé en deux espaces juxtaposés, parcourus par des courants de sens contraire; cette subdivision n'existe pas dans la barre du T afférent. Mais il est très difficile, sinon impossible, d'élucider sur le vivant si cette subdivision du vaisseau lophophoral en deux espaces est complète ou non et quels sont les rapports exacts de ces deux espaces avec les capillaires tentaculaires.

On a vu que St. Wright (56^2), cité p. 94, a manifestement admis l'existence, dans le lophophore, de deux vaisseaux distincts, l'un artériel (afférent), l'autre veineux (efférent). Caldwell (82) a également parlé de deux vaisseaux indépendants suivant la base des tentacules, en quoi il a été confirmé par Benham (89) et par Ikeda (01), tandis que Cori (90) s'est prononcé en faveur de la subdivision incomplète du vaisseau lophophoral en deux espaces dont le supérieur seul serait en communication avec les capillaires tentaculaires.

L'étude comparative de très nombreuses préparations des différentes espèces m'a conduit à la conclusion que les dispositions vasculaires lophophorales ne diffèrent pas essentiellement d'une espèce à l'autre et que, chez toutes, le vaisseau lophophoral est subdivisé en deux arcs indépendants, communiquant l'un et l'autre avec les capillaires tentaculaires. Certaines

coupes transversales du lophophore, intéressant le vaisseau lophophoral suivant sa longueur, permettent déjà de se rendre compte de sa subdivision en deux espaces, dont l'un, interne relativement à l'autre, est en rapport avec la barre du T afférent (fig. 11 et 12, Pl. 4, fig. 11, Pl. 5) tandis que l'autre, externe, est en rapport avec les deux branches de l'Y efférent. Toutefois, c'est sur des coupes longitudinales du lophophore (fig. 11, 12, 13 et 15, Pl. 6) que l'on peut le mieux s'assurer des rapports des deux espaces en lesquels est divisé le vaisseau lophophoral. On constatera que l'arc afférent est supérieur en même temps qu'interne par rapport à l'arc efférent, la cloison qui partage le vaisseau lophophoral étant donc oblique (fig. 15, Pl. 6).

En ce qui concerne les branches postérieures du vaisseau lophophoral, elles sont particulièrement bien visibles sur les fig. 2, Pl. 3, et 10, Pl. 4, cette dernière figure montrant clairement que ces branches aussi sont doubles.

Quant aux diverticules vasculaires [Haller (02) les qualifie de «cœurs», p. 229], occupant les deux cornes du lophophore, la fig. 8, Pl. 6, est tout spécialement démonstrative à leur égard, attendu qu'elle montre le diverticule de droite divisé en deux espaces juxtaposés, dont l'un, interne, est la continuation directe de la barre horizontale du T afférent, tandis que l'autre se continue avec la branche de droite de l'Y efférent. La fig. 11, Pl 6, permet de se rendre compte que l'arc afférent des diverticules vasculaires est aussi supérieur par rapport à l'arc efférent.

Les fig. 6 à 9, Pl. 6, ou. plus simplement, la fig. 10, reconstitution faite d'après la série à laquelle elles sont empruntées, montrent que les diverticules vasculaires, logés dans les cornes du lophophore, sont de beaucoup les portions les plus spacieuses du système sanguin lophophoral, à tel point que c'est directement dans ces diverticules que se jettent les branches de division des vaisseaux médian et latéral, ces diverticules étant formés exactement à l'endroit où le vaisseau lophophoral est en rapport avec le T afférent et l'Y efférent. Ces diverticules, correspondant aux tentacules des portions postéro-latérales du fer à cheval lophophoral, c'est-à-dire aux tentacules des deux gouttières buccales, ne sont pas situés immédiatement en dessous du fond de ces gouttières, mais moins en dehors du plan médian que ces gouttières, ainsi que le montrent les figures 7, 8 et 10, Pl. 6.

Si nous examinons maintenant (fig. 10, Pl. 6) quels sont les rapports des capillaires tentaculaires avec les différentes parties du vaisseau lophophoral, nous reconnaîtrons que la portion antérieure, semi-circulaire, de ce vaisseau fournit aux tentacules situés en avant et sur les côtés de la bouche — c'est-à-dire la plus grande partie des tentacules de la rangée externe; les derniers tentacules externes sont fournis par le bord inféro-externe des diverticules vasculaires, dont les extrémités postérieures, distales, fournissent les tentacules du point de continuité des deux rangées. Les tentacules de la rangée interne sont fournis, les postérieurs, par le bord supéro-interne des diverticules vasculaires, et les antérieurs, c'est-à-dire les post-buccaux, situés de part et d'autre du plan médian, par les branches postérieures du vaisseau lophophoral.

Les capillaires tentaculaires sont greffés sur le vaisseau lophophoral précisément suivant la cloison qui sépare les deux espaces de ce vaisseau, de telle sorte que les capillaires tentaculaires communiquent avec ces deux espaces et sont eux-mêmes subdivisés en deux moitiés distinctes à leur base, par une cloison qui n'est que le prolongement de celle qui sépare, dans le vaisseau lophophoral, l'arc afférent de l'arc efférent. Cette cloison se voit très bien sur la fig. 14, Pl. 6, portion d'une coupe transversale voisine de celle dont la fig. 12, Pl. 5, représente l'ensemble. Elle divise le vaisseau tentaculaire en un espace interne, afférent, et un espace externe, efférent. Mais cette cloison ne se prolonge que sur une très petite distance, au delà de laquelle le vaisseau tentaculaire est indivis. Cette disposition a été représentée par Benham (89) dans sa fig. 26, et cet auteur l'a bien décrite, p. 139.

Les vaisseaux tentaculaires, d'un calibre à peine supérieur au diamètre des globules sanguins, parcourent dans toute sa longueur la cavité des tentacules, se terminant en cul-de-sac à leur sommet. [Suivant Kowalevsky (67, fig. 11, Pl. 1), il arrive que le vaisseau tentaculaire se recourbe en anse à l'extrémité distale des tentacules, et redescende, parfois sur une très grande longueur; mais cette disposition n'a jamais été vérifiée.] Les capillaires tentaculaires suivent le bord interne (buccal) des tentacules, suspendus par un mésentère le long duquel leur paroi se réfléchit dans le revêtement péritonéal de la cavité tentaculaire. [On trouve, chez Roule (94), cette singulière assertion, que les *Phoronis* «sont des Brachifères hématobrachiés, dont le cœlome est double, divisé en une cavité générale et un système sanguin; ce dernier seul envoie des expansions dans les bras» (p. 359).]

Les vaisseaux capillaires tentaculaires constituent la seule partie du système circulatoire des *Phoronis* qui soit en rapport avec la paroi du corps: ce sont des espaces rétrosomatopleuraux. La partie du système vasculaire située en dessous du diaphragme est, au contraire, rétrosplanchnopleurale, tandis que le vaisseau lophophoral, assurant la communication entre ces deux portions si différentes du système circulatoire, n'a aucun rapport, par contact ou par mésentères, ni avec le tube digestif, ni avec la paroi du corps, et n'est maintenu que par les travées de tissu mésenchymatique développé dans la cavité lophophorale.

Structure des vaisseaux. Cori (90), l'auteur ayant fourni les détails les plus circonstanciés sur cette question, distingue aux parois vasculaires, de dehors en dedans: un revêtement péritonéal, une couche musculaire circulaire et une longitudinale, et enfin, un endothélium. Ikeda (03), d'autre part, distingue: péritoine, tissu conjonctif, endothélium.

Le revêtement péritonéal des vaisseaux, formé de cellules très aplaties, ne mérite pas de retenir l'attention. Toutefois, il convient de remarquer, dès à présent, que c'est aux dépens de la couche péritonéale des capillaires en cœcum que se développent, dans l'extrémité inférieure du tronc, les corps adipeux de Kowalevsky (67), au sein desquels se différencient les produits sexuels.

Les couches musculaires, développées à la face profonde du revêtement péritonéal, se composent de fibres extrêmement délicates, qu'il est très difficile de mettre en évidence.

D'après Cori (90), il existe un système de fibres circulaires, externes, et un système de fibres longitudinales, internes (par rapport à la cavité vasculaire), et sa fig. 4 (Pl. 27) nous montre effectivement ces deux systèmes de fibres: les fibres circulaires sont représentées par de larges rubans annulaires, au dedans desquels sont disposées les fibres longitudinales, beaucoup plus grêles. C'est là une disposition que je ne suis pas parvenu à vérifier, attendu que je n'ai jamais pu reconnaître, dans la paroi des deux troncs longitudinaux, qu'un seul système de fibres. circulaires. Celles-ci sont d'ailleurs si ténues qu'elles se dérobent le plus souvent à l'examen quand on étudie des coupes de paroi vasculaire. Dans l'impossibilité où l'on est. pratiquement, d'étaler des portions de la paroi des vaisseaux, il faut rechercher, dans les séries de coupes, des endroits où, grâce aux ondulations et aux plissements subis par les vaisseaux, il se trouve des fragments de leur paroi vus à plat. La fig. 10, Pl. 7 représente une portion de la paroi du vaisseau médian, placée dans ces conditions. Il s'agit d'une portion appartenant à la région tout à fait inférieure de ce vaisseau. Cette préparation, colorée à l'hématoxyline ferrique, montre très nettement l'existence d'un seul système de fibres musculaires, circulaires. Il s'agit de fibres très grêles, larges de moins de 0,5 μ, et présentant cette particularité d'être constituées de parties se colorant fortement, longues de 2 μ environ, alternant régulièrement avec des parties se colorant à peine, et ne dépassant guère 1 μ de longueur. En présence de la netteté extrême avec laquelle ces fibres circulaires ont été mises en évidence dans cette préparation, il me paraît très difficile d'admettre que les fibres longitudinales, si elles existaient, seraient restées invisibles, et je me crois autorisé à mettre leur présence sérieusement en doute. Le vaisseau médian, dans la paroi duquel il m'est impossible de découvrir des fibres musculaires longitudinales, est pourtant le plus énergiquement contractile de tous les vaisseaux; ses contractions, péristaltiques, peuvent très bien être assurées par des fibres musculaires circulaires seulement. Ce qui plaide encore en faveur de l'inexistence de fibres longitudinales dans les vaisseaux longitudinaux, c'est que, lorsque les *Phoronis* se contractent, les vaisseaux longitudinaux ne semblent pas se raccourcir également, mais prennent un trajet ondulé.

Le vaisseau lophophoral et les capillaires tentaculaires possèdent également des fibres musculaires, ainsi que l'atteste leur contractilité, mais je n'ai jamais pu observer ces fibres, très probablement circulaires.

Quant aux capillaires en cœcum, proéminant librement dans la cavité du corps, l'observation sur le vivant montre déjà qu'indépendamment de dilatation et de contraction, ils sont capables d'allongement et de raccourcissement, ainsi que d'incurvation. Des préparations colorées à l'hématoxyline ferrique m'ont permis de reconnaître, dans ces capillaires, l'existence de fibres musculaires tant longitudinales que circulaires, sans qu'il m'ait été possible, toutefois, d'élucider lesquelles sont internes et lesquelles externes.

Ikeda (03) considère qu'en dessous de la couche des cellules péritonéales vient une couche conjonctive qui, dans les gros vaisseaux, comprend une couche musculaire assez développée. J'estime qu'il est plus exact de distinguer entre la couche musculaire et la couche

qui se trouve en dessous, et de qualifier celle-ci de membrane fibro-élastique. Cette couche se continuant entre les deux feuillets des mésentères rattachant les vaisseaux longitudinaux à la paroi digestive, on est autorisé à la considérer comme d'origine péritonéale, ce qui permet, à plus forte raison, d'assigner cette origine à la couche musculaire vasculaire, située en dehors de cette membrane. Le revêtement péritonéal se compose donc, en réalité, non seulement de la couche de cellules plates recouvrant extérieurement le vaisseau, mais de la couche musculaire et de la couche fibro-élastique. Cette dernière représente la membrane basale du péritoine, qui se trouve donc constituer, avec ses différenciations profondes, l'essentiel de la paroi vasculaire.

Cette paroi ne comporte plus, en effet, à l'intérieur de la membrane élastique, que la couche endothéliale. L'endothélium vasculaire, dont l'existence a été pour la première fois reconnue par Cori (90), a été également observé par Ikeda (03), ces deux auteurs s'accordant à le considérer comme une couche continue. Lang (02, thèse 45), par contre, a émis l'hypothèse que cette couche constituerait «ein diskontinuierliches Pseudo-Endothel und nicht ein ununterbrochenes, echtes Gefäßepithel».

D'après Cori (90, p. 545), l'endothélium constitue un épithélium simple, plat dans la plus grande partie des vaisseaux, cubique dans le cours inférieur des vaisseaux longitudinaux, particulièrement là où ils ne constituent plus que de simples soulèvements de la splanchnopleure stomacale.

L'examen des parois vasculaires en coupe perpendiculaire à leur surface m'a conduit à la conclusion que l'endothélium apparaît, en un même endroit, comme plat ou comme cubique suivant que le vaisseau envisagé est à l'état de dilatation ou de contraction. Quant à la question de savoir si l'endothélium constitue ou non une couche continue, elle ne saurait se résoudre autrement que par l'examen de portions de parois vasculaires étalées à plat. Dans ces conditions, on constate (fig. 10, Pl. 7), que l'endothélium est manifestement discontinu, formé de cellules ramifiées, anastomosées entre elles, de façon à constituer un réseau dont les mailles représentent de véritables trous dans la couche endothéliale. Cette disposition ne peut se reconnaître que sur des parois dilatées, telle que celle représentée fig. 10, Pl. 7, se rapportant à la région inférieure du vaisseau médian. Les cellules endothéliales sont particulièrement clairsemées à la face profonde de l'épithélium stomacal, là où celui-ci est baigné par le sinus péristomacal, de sorte qu'il n'y a certainement pas interposition d'une couche endothéliale continue entre l'épithélium digestif et l'espace sanguin baignant sa profondeur.

La couche endothélioïde existe dans toutes les parties de l'appareil vasculaire, jusque dans les capillaires tentaculaires et les vaisseaux en cæcum, mais il ne me paraît guère possible de décider, pratiquement, si elle est ou non continue dans ces espaces; mais le fait qu'elle est discontinue dans les troncs principaux rend très probable qu'elle présente le même caractère dans les vaisseaux de moindre calibre.

Le sang. Le système circulatoire des *Phoronis* charrie un sang constitué d'un plasma incolore, tenant en suspension des globules nucléés, chargés d'hémoglobine, autrement dit, des hématies.

Sur le vivant, on constate que les globules rouges ont la forme de disques circulaires, fortement incurvés, c'est-à-dire de lentilles concavo-convexes. Ils sont très malléables, se déformant par compression réciproque.

Kölliker (64) a signalé l'existence, dans le sang, de globules blancs, à mouvements amœboïdes, mais, pas plus que Cori (90, p. 546), je n'ai pu y retrouver ces leucocytes, qui se rencontrent d'ailleurs dans la cavité du corps.

Sur les coupes, le plasma apparaît généralement sous la forme d'un précipité finement granuleux, parfois colorable par l'hémalun (fig. 6 à 10, Pl. 2, 1 et 2, Pl. 3).

Quant aux globules rouges, ils se présentent avec un contour circulaire extrêmement net, indiquant une membrane bien différenciée. Leur noyau, généralement sphérique, très chromophile, est le plus souvent un peu excentriquement placé. Sa dimension, relativement au diamètre des globules, varie d'un tiers à un sixième de ce diamètre. Le corps cellulaire, enfin, homogène sur le vivant, se montre, dans les préparations, chargé de granulations plus ou moins fines, probablement le résultat, elles aussi, d'une précipitation, et dont l'aspect varie considérablement avec les individus, ainsi qu'avec les fixateurs et les colorants employés, et différant même d'un globule à l'autre d'une même préparation (fig. 7, *e* à *k*, Pl. 7). Parfois, après coloration à l'hématoxyline ferrique, on constate l'existence, dans le corps cellulaire des globules rouges, d'un ou deux corps discoïdes (fig. 7, *g* à *i*, Pl. 7), de dimension variable, sur la signification desquels je ne puis fournir aucune explication. Le corps cellulaire des hématies, dans son ensemble, se colore très vivement par l'éosine.

Les données relatives aux dimensions des globules rouges, c'est-à-dire leur diamètre, varient considérablement d'un auteur à l'autre. D'après Dyster (58), cette dimension s'élèverait, chez *Ph. hippocrepia*, à 0,1 mm (100 μ). Pour *Ph. gracilis*, van Beneden (58) indique 0,01 mm (10 μ), tandis que, pour une *Phoronis* rencontrée à Millport, Kölliker (64) parle de 4 à 5 μ. Chez *Ph. Kowalevskyi*, les dimensions des globules seraient, d'après Kowalevsky (67), de quatre fois celles des globules de l'homme, ce qui fait 30 μ environ, alors que Cori (90) donne, pour la même espèce, 13 à 15 μ. Pour *Ph. psammophila*, enfin, Cori indique 15 à 22 μ.

Cori (90) a considéré la dimension des globules rouges comme pouvant figurer au nombre des caractères distinctifs des espèces; mais, sans vouloir dénier toute valeur à ce caractère, je dois pourtant objecter que la dimension des globules rouges est sujette à de grandes variations chez une même espèce et chez un même individu, tandis que la dimension moyenne réalisée chez les différentes espèces varie beaucoup moins.

Chez *Ph. hippocrepia* (fig. 13 et 14, Pl. 7), je trouve 8 à 10 μ. [La dimension de 100 μ indiquée par Dyster (58) est certainement le résultat d'une erreur.] Chez la variété *Ph. Kowalevskyi* (fig. 15, Pl. 7), je trouve 9 à 12 μ.

Chez *Ph. gracilis* (fig. 16) la dimension varie de 5 à 10 μ.

Chez *Ph. psammophila* (fig. 11), je ne trouve pas le diamètre des globules rouges supérieur à 12 μ, ce qui ne représente que la moitié à peine de la dimension indiquée par Cori (15 à 22 μ). [A vrai dire, le plus grand globule représenté par Cori (fig. 1, Pl. 27) ne mesure pas plus de 10 μ de diamètre.

Chez *Ph. Sabatieri* (fig. 7, *e* à *k*, et fig. 9, Pl. 7), le diamètre des hématies atteint 12 μ.

Chez *Ph. architecta* (fig. 12) il est de 8 à 10 μ.

Chez *Ph. pacifica*, Torrey (01) indique 10 à 15 μ.

Chez *Ph. Mülleri* (fig. 20), il varie de 6 à 12 μ.

Chez *Ph. euxinicola* (fig. 18), les globules rouges mesurent 8 μ.

Comme on le voit, les globules rouges des *Phoronis* ont une dimension le plus souvent voisine de 10 μ, un centième de millimètre.

L'origine des globules rouges a été discutée par Cori (90), qui a émis l'hypothèse que ces globules représenteraient des cellules endothéliales libérées (p. 547 et fig. 2 et 3, Pl. 27). Je n'ai, en ce qui me concerne, jamais observé aucune indication d'une pareille origine des hématies, et ne puis, en présence du fait que Cori lui même émet des réserves relativement à l'exactitude de son hypothèse, admettre pour les globules de l'adulte d'autre origine que la multiplication des hématies formées chez l'Actinotroque (voir ontogénèse). Immédiatement après la métamorphose, on retrouve, chez le jeune adulte, les globules larvaires non encore modifiés, notablement plus petits que les globules de l'adulte, comme le montre la fig. 7, *a*, *b*, Pl. 7 (*Ph. Sabatieri*) et la fig. 19 (*Ph. Mülleri*). A ce moment, les globules se multiplient encore, à la suite de la division karyokinétique de leur noyau (fig. 7, *b*), tout comme ils le faisaient chez la larve. Le noyau des globules larvaires est non seulement relativement, mais aussi absolument beaucoup plus volumineux que celui des globules adultes (fig. 7, *a* et *e*). La fig. 7, *c*, *d*, montre deux globules rouges d'une jeune *Ph. Sabatieri* de trois semaines (après la métamorphose), et permet de reconnaître que ces globules sont de dimension intermédiaire entre celle qu'ils ont chez la larve et celle qu'ils acquièrent chez l'adulte.

Chez l'adulte, j'ai en vain cherché des figures démontrant la subdivision des globules rouges. Je n'ai jamais rencontré aucune indication de karyokinèse de leur noyau et je suppose que la multiplication des globules rouges — que je n'ai pas non plus observée positivement — doit s'accompagner de la division directe de leur noyau. On observe en effet assez fréquemment des globules dont le noyau affecte la forme d'un clepshydre (fig. 7, *k*, Pl. 7), ce qui est peut-être le préambule d'une prochaine division directe.

Circulation. Sr. Wright (56[2]) a décrit la circulation sanguine comme parfaitement régulière: le vaisseau médian, qualifié d'artère, est animé, d'après lui, d'une quinzaine de pulsations (ascendantes) à la minute, amenant le sang dans l'arc artériel (afférent) du vaisseau lophophoral, d'où il passe dans les capillaires tentaculaires, desquels il redescend par l'arc veineux (efférent

du vaisseau lophophoral dans le vaisseau latéral, qualifié de veine. De son côté P. J. v. Beneden (58) a reconnu l'existence d'une circulation régulière, et il fait fort justement remarquer que le sang du vaisseau afférent (vaisseau médian) est veineux, tandis que celui du vaisseau efférent est artériel. A son tour, Caldwell (82) a distingué les deux vaisseaux longitudinaux du tronc en un afférent (vaisseau médian) et un efférent (vaisseau latéral), et ces termes ont été fréquemment employés depuis lors. Moi-même, dans la description anatomique du système vasculaire, je me suis cru autorisé à les adopter, et cela parce qu'ils sont parfaitement justifiés.

Cori (90, p. 547) s'est pourtant catégoriquement prononcé contre l'existence d'une circulation régulière chez les *Phoronis*. Pour lui, il ne se produit pas un circuit complet, mais rien qu'un va et vient irrégulier. La même opinion avait d'ailleurs déjà été émise par Kowalevsky (67) et par Hatschek (88, p. 164, en note).

Tout récemment, Enriques (05) a soutenu une thèse nouvelle : les globules, avec très peu de plasma seulement, circuleraient à proprement parler, montant par le vaisseau médian et descendant par le vaisseau latéral, tandis que la majeure partie du plasma, servant à chasser les globules vers le haut, ne ferait que des mouvements de va et vient.

A de très nombreuses reprises, j'ai examiné, au point de vue de leur circulation sanguine, des *Phoronis* de différentes espèces, et je suis invariablement arrivé à la conclusion que cette circulation est manifestement régulière, chez les animaux bien épanouis et non incommodés. Le vaisseau médian est énergiquement pulsatile: des contractions péristaltiques rhythmiques, ascendantes, chassent le sang, par l'intermédiaire de la branche horizontale dans laquelle se jette supérieurement ce vaisseau, dans l'arc afférent (supéro-interne) du vaisseau lophophoral ; de là le sang s'élève dans les capillaires tentaculaires où il séjourne un instant — s'y chargeant d'oxygène — puis en redescend dans l'arc efférent (inféro-externe) du vaisseau lophophoral, la cloison qui sépare en deux moitiés la portion inférieure des capillaires tentaculaires — moitiés communiquant l'une avec l'arc afférent et l'autre avec l'arc efférent — fonctionnant apparemment à la façon d'une valvule. Le sang est, sans aucun doute, chassé dans les capillaires tentaculaires par une contraction de l'arc afférent du vaisseau lophophoral, mais des contractions propres à ces capillaires interviennent certainement aussi, attendu que le sang peut s'élever dans tel tentacule et descendre dans le tentacule voisin, ce qui s'observe notamment sur des têtes détachées. De l'arc efférent du vaisseau lophophoral, le sang passe dans les deux branches du vaisseau latéral, puis dans la partie impaire de celui-ci. Le vaisseau latéral n'est pas le siége de contractions régulières, mais il est parcouru par un lent courant descendant, subissant des accélérations qui ne sont que le contre-coup des pulsations du vaisseau afférent. Tandis que ce dernier ne renferme que le sang des poussées successives, et qu'une grande partie de son trajet est vide parce que contractée, le vaisseau efférent est toujours gonflé de sang, ce qui permet aux capillaires en cœcum, greffés sur son trajet, de se dilater ou de se contracter individuellement et sans aucun ordre, le vaisseau latéral ayant toujours du sang à leur fournir.

Du cours inférieur du vaisseau efférent le sang passe dans le sinus péristomacal, à

travers lequel il s'achemine vers la partie inférieure du vaisseau afférent, où il s'accumule jusqu'à ce que la quantité voulue pour une nouvelle poussée soit atteinte.

Bien que tous les vaisseaux soient, à des degrés divers, individuellement contractiles, le vaisseau afférent (médian) est le seul qui possède une pulsation assez régulière.

Le nombre des pulsations du vaisseau afférent est d'une quinzaine par minute chez *Ph. hippocrepia*, d'après STR. WRIGHT (56^2), et j'ai moi même indiqué (02, p. 499), à une époque où je ne connaissais pas encore l'observation de WRIGHT, qu'il se produit en moyenne 16 pulsations par minute chez les jeunes vers obtenus par la métamorphose d'*Actinotrocha branchiata* (*Ph. Mülleri*). A vrai dire, le nombre des pulsations n'est pas toujours, à beaucoup près, aussi élevé. C'est ainsi que, chez des individus ayant séjourné en aquarium, et dont l'activité vitale était ralentie, j'ai compté 4 à 5 pulsations par minute seulement (*Ph. psammophila*).

J'ai déjà fait allusion plus haut à la façon dont ENRIQUES (05) interprète la circulation sanguine des *Phoronis*: d'après lui, le plasma du vaisseau afférent aurait pour rôle de lancer, par des poussées violentes, les globules dans le vaisseau lophophoral, après quoi ce plasma redescendrait; les globules seraient seuls à circuler à proprement parler, avec très peu de plasma, tandis que la majeure partie de celui-ci ne ferait qu'osciller dans le vaisseau médian. ENRIQUES estime que ce mode de circulation est unique dans le règne animal, ce qui rend une confirmation de son exposé bien désirable. Quant à moi, non seulement je ne puis fournir cette confirmation, mais je dois contester absolument que la circulation des *Phoronis* présente la particularité unique que lui attribue ENRIQUES.

Ce qui se produit, réellement, assez souvent, quand on se trouve en présence d'animaux incomplètement épanouis, c'est, à la suite de chaque pulsation ascendante, une oscillation en arrière, faisant redescendre une partie du sang amené au lophophore, cette oscillation pouvant se répercuter jusque dans le vaisseau efférent, dans lequel on voit le courant, généralement descendant, remonter pour un instant. Il se peut que, dans ces retours en arrière du sang afférent, la proportion de plasma soit plus forte que dans les poussées ascendantes, mais il n'en demeure pas moins que, d'une façon générale, c'est le sang complet qui fait le tour de l'appareil circulatoire.

Les oscillations dont il vient d'être question ne se produisent d'ailleurs pas chez les animaux placés dans des conditions favorables. Il faut bien se dire que la position normale, physiologique, des *Phoronis*, est verticale, et que c'est en les observant épanouies, dans une quantité d'eau relativement grande et simplement sous la loupe — ainsi que l'ont fait les anciens observateurs, WRIGHT (56^2) et VAN BENEDEN (58) — que l'on a le plus de chances de voir fonctionner normalement leur appareil circulatoire. Si, au contraire, on manipule les animaux, et les place sous un couvre-objet, ils seront lents à se remettre, et peut-être n'aura-t-on pas l'occasion d'observer la circulation régulière, sans oscillations, telle qu'elle se produit naturellement.

Le sang des *Phoronis* doit sa coloration rouge à une hémoglobine dont sont chargés les globules [LANKESTER (73)]. Isolément, les globules apparaissent comme d'un jaune pâle, tandis

que, en masse, ils donnent une belle couleur vermillon. Le sang du vaisseau latéral (efférent) est, d'après mon expérience, d'un rouge notablement plus vif que celui du vaisseau médian (afférent), ce qui est en contradiction avec l'exposé de VAN BENEDEN, d'après lequel le sang veineux [du vaisseau médian], allant solliciter l'oxygène pour l'accomplissement du phénomène de l'hématose, est plus rouge que le sang artériel [du vaisseau latéral].

Si l'on se demande quel est le rôle du système circulatoire, on arrivera à la conclusion qu'il a non pas une, mais plusieurs fonctions. Il est évident que la portion lophophorale de l'appareil sanguin a une fonction respiratoire, et que c'est dans les capillaires tentaculaires que le sang, veineux, amené par le vaisseau médian (afférent), se charge d'oxygène, qui doit être ensuite abandonné au liquide périviscéral par le vaisseau latéral (efférent) et tout particulièrement par les capillaires en cœcum. D'autre part, la raison d'être du sinus péristomacal est certainement de permettre au sang qui le traverse, et baigne directement la face profonde de l'épithélium digestif, de s'y charger des produits de la digestion; une bonne partie de ceux-ci passeront ensuite par osmose dans le liquide périviscéral, et les capillaires cœcaux joueront encore une fois, sans doute, un rôle prépondérant dans cette transmission. Toute la paroi du tronc, avec ses puissantes couches musculaires, est, en effet, sans aucun rapport avec le système sanguin, de sorte qu'il faut bien admettre que sa nutrition se fait par l'intermédiaire du liquide cœlomique. Enfin, comme nous le verrons, le sang a encore pour fonction de charger de substances de réserve les corps adipeux, développés sur les capillaires cœcaux de la région inférieure du corps, substances de réserve qui seront employées lors de la formation des produits sexuels et peut-être aussi lors de la régénération de l'extrémité supérieure. A ces diverses fonctions, il faut vraisemblablement ajouter celle de la désassimilation, dont il sera question à propos des corps adipeux.

9. Corps adipeux.

KOWALEVSKY (67) a déjà reconnu, chez *Ph. hippocrepia* var. *Kowalevskyi*, l'existence au contact du tube digestif, d'un tissu particulier, remplissant la cavité du corps, et constituant ce qu'il appelle les corps adipeux, attendu qu'il les considère comme formés de graisse. L'auteur ne s'est pas exactement rendu compte des rapports de ces corps, mais a pourtant observé que c'est à leur intérieur que se développent les produits sexuels.

CORI (90), à son tour, a observé, chez *Ph. psammophila*, les corps adipeux de KOWALEVSKY, et a établi qu'ils sont formés aux dépens de la couche péritonéale, énormément hypertrophiée, du vaisseau latéral et des capillaires qui en partent. Il désigne sous le nom de tissu vaso-péritonéal (Gefäßperitonealgewebe, p. 554) la couche péritonéale ainsi modifiée, tout en se prononçant contre l'idée que cette couche serait graisseuse, vu qu'elle ne paraît pas chargée, dit-il, de substances de réserve. CORI a également reconnu que les œufs et les spermatozoïdes se développent dans cette gaîne péritonéale hypertrophiée.

Ikeda (03), enfin, a constaté que, chez *Ph. Ijimai* et *Ph. australis*, l'hypertrophie des cellules péritonéales ne se produit que sur les capillaires cœcaux, et non sur le vaisseau latéral lui-même (à la différence de ce qui a été observé par Cori). Ikeda considère le développement que prend cette couche comme le prélude de la formation des «glandes sexuelles» (p. 142), opinion motivée par l'observation que le tissu vaso-péritonéal se charge d'inclusions vitelloïdes destinées a être résorbées au fur et à mesure que se développeront les produits sexuels, cette résorption entraînant la disparition de la couche vaso-péritonéale elle-même. Ikeda applique à cette couche le nom de «nutriment layer».

De mon côté, j'ai observé que le tissu vaso-péritonéal se charge effectivement de gouttelettes graisseuses, aux dépens desquelles se nourrissent les éléments sexuels en voie de développement; mais, comme il ne me paraît pas démontré que ce soit là la seule fonction du tissu vaso-péritonéal, il me semble que le mieux est encore de conserver, pour l'ensemble de l'organe qu'il constitue, la dénomination de «corps adipeux», telle qu'elle a été employée par Kowalevsky (67).

Le tissu vaso-péritonéal, constituant le corps adipeux, est, selon Cori (90), différencié sur les deux tiers inférieurs du vaisseau latéral et sur les capillaires cœcaux qui en partent, ce tissu atteignant son maximum de développement dans la région inférieure, dilatée, du tronc, autrement dit, dans l'ampoule. D'après Ikeda (03), au contraire, ce tissu ne se différencie que sur les capillaires cœcaux du cours inférieur du vaisseau latéral, la paroi du vaisseau lui-même restant recouverte d'une couche péritonéale non modifiée. Cette divergence d'opinion est certainement en rapport avec des différences spécifiques réelles, les espèces étudiées par Ikeda (*Ph. Ijimai* et *Ph. australis*) présentant d'ailleurs simultanément le testicule et l'ovaire, tandis que l'espèce étudiée par Cori (*Ph. psammophila*) ne développe qu'un seul de ces organes, ou bien les développe successivement(?), en quoi elle concorde avec *Ph. Sabatieri*, *Ph. architecta* et *Ph. Mülleri*. Chez toutes ces espèces, le corps adipeux est développé sur le vaisseau latéral lui-même, et se prolonge sur les capillaires cœcaux qui en partent. Chez *Ph. hippocrepia* et sa variété *Ph. Kowalevskyi*, le corps adipeux se partage, tout comme chez les espèces étudiées par Ikeda, en une partie antérieure, testiculaire, et une partie postérieure, ovarienne (fig. 3, Pl. 3). Malheureusement, les différents lobes en lesquels se divise le corps adipeux sont, chez cette espèce, si fortement serrés les uns contre les autres et contre le vaisseau latéral, que je n'ai jamais pu décider si la paroi du vaisseau lui-même participe ou non à la différenciation dont les capillaires cœcaux, s'irradiant de ce vaisseau, sont le siége; mais j'ai tout lieu d'admettre que, chez *Ph. hippocrepia*, le corps adipeux est, tout comme chez *Ph. Ijimai* et *Ph. australis*, exclusivement développé sur les capillaires en cœcum de la région ampullaire.

Un fait qui n'a pas été relevé, et qui mérite pourtant de l'être, c'est que, si le corps adipeux est très fortement développé sur le vaisseau latéral, c'est-à-dire dans la chambre orale gauche de la cavité du corps, son pendant existe, quoique plus ou moins rudimentaire, différencié sur les capillaires cœcaux dont j'ai signalé l'existence, dans la chambre orale droite,

comme partant d'un espace sanguin du sinus péristomacal, symétrique du vaisseau latéral (fig. 19, Pl. 5). Le corps adipeux est donc un organe pair, n'atteignant tout son développement que dans la moitié gauche du corps. C'est là seulement qu'il est le siége de la formation des produits sexuels.

Les corps adipeux constituent deux masses allongées, logées dans les chambres orales de la cavité du corps, qu'elles remplissent parfois complètement, s'appliquant d'une part à l'estomac, tandis qu'elles arrivent d'autre part au contact de la paroi du corps. Ces masses sont formées d'un tissu développé sur la paroi du vaisseau latéral et des capillaires cœcaux auxquels il donne insertion [chez *Ph. psammophila* (fig. 22 et 23, Pl. 4), *Ph. Sabatieri* (fig. 19, Pl. 5), *Ph. architecta*, *Ph. Mülleri* (fig. 4 et 5, Pl. 7) et *Ph. gracilis* (fig. 24, Pl. 7)], ou bien de ces capillaires seulement [chez *Ph. Ijimai* et *Ph. australis*, d'après Ikeda (03); probablement aussi chez *Ph. hippocrepia*]. Les corps adipeux sont, par le fait même, plus ou moins nettement subdivisés en lobules, répondant aux différents capillaires cœcaux, bien que, chez les espèces dont la paroi du vaisseau latéral lui-même participe à la formation du corps adipeux, les lobules soient en grande partie soudés les uns aux autres dans leur partie proximale et ne se distinguent qu'à la surface de l'organe. Celui-ci, dans ces conditions, donne à la coupe transversale une image comparable à un éventail largement ouvert, les rayons de l'éventail correspondant aux capillaires qui s'irradient du vaisseau latéral comme centre (fig. 24, Pl. 7).

Le corps adipeux droit — qui peut être très peu développé, jusqu'à manquer à certains niveaux (fig. 24, Pl. 7), ou bien, au contraire, être aussi volumineux que l'organe gauche (fig. 19, Pl. 5) — est porté par les capillaires cœcaux s'irradiant d'une portion du sinus péristomacal symétrique du vaisseau latéral.

Chez les espèces où la paroi du vaisseau latéral participe à la formation du corps adipeux, le tissu vaso-péritonéal, constituant cet organe, s'étend, bien que sous une moindre épaisseur, sur toute la partie moyenne du vaisseau latéral (fig. 6, Pl. 5), de sorte que le tiers supérieur de ce vaisseau est seul complètement libre de ce tissu. C'est dans la portion supérieure du corps adipeux, s'étendant dans la moitié inférieure de la région moyenne du tronc, que l'on peut le mieux reconnaître que le tissu vaso-péritonéal est développé sur la paroi du vaisseau latéral lui-même, car, à ce niveau, le tissu en question ne s'étend pas sur les capillaires.

Fait déjà établi par Cori (90), le tissu constituant le corps adipeux est exclusivement développé aux dépens de la couche péritonéale du vaisseau latéral et de ses capillaires collatéraux, couche énormément hypertrophiée. Cette hypertrophie a eu pour effet de transformer les cellules plates de la gaîne péritonéale vasculaire en des cellules extrêmement dilatées, gonflées peut-on dire, constituant un revêtement très épais aux vaisseaux intéressés. La coupe transversale d'un capillaire cœcal, enveloppé de ce tissu, donne l'image d'une roue dont le moyeu correspond au capillaire, les rayons représentant les membranes cellulaires, très nettes, des cellules péritonéales hypertrophiées, et la jante la surface libre du lobule. Le tissu vaso-péritonéal est ainsi constitué, sur les capillaires, d'une seule couche de cellules prismatiques

ou plutôt pyramidales, reposant par leur sommet, tronqué, sur la membrane conjonctive du vaisseau, tandis que leur base est superficielle. Leur hauteur est donc égale à l'épaisseur du revêtement péritonéal hypertrophié, qui atteint au moins 50 μ. Le noyau de ces cellules est superficiel, siégeant le plus souvent au voisinage immédiat, voire au contact, de la surface. Quant à leur corps, Cori (90) le considère comme formé d'un plasma homogène renfermant un réticulum grêle (p. 555), tandis que, d'après Ikeda (03), il est constitué par un cytoplasme clair, finement granuleux, le réticulum n'étant pas constant (p. 143). Il me paraît que, si nous laissons de côté les inclusions renfermées dans le tissu vaso-péritonéal, dont il sera question plus loin, les cellules qui le composent ont un corps constitué par un plasma extrêmement peu consistant, pour ne pas dire liquide, quelque peu condensé autour du noyau.

Ikeda (03) a reconnu qu'il subsiste, dans la profondeur du tissu vaso-péritonéal, immédiatement en dehors de la membrane conjonctive vasculaire, des cellules péritonéales plates, constituant une couche discontinue, lesquelles représentent, d'après lui, les cellules sexuelles primordiales. Il se peut qu'il en soit ainsi chez les espèces étudiées par Ikeda (espèces développant en même temps testicule et ovaire), bien que, chez d'autres espèces, dioïques ou protérandriques, ces cellules, se retrouvant également dans la profondeur de la couche vaso-péritonéale, soient sans rapport avec le développement des produits sexuels; et j'estime que ces cellules plates n'ont pas d'autre signification que celle de cellules de remplacement.

La structure du corps adipeux se complique, chez les espèces dont la paroi du vaisseau latéral participe à la formation du tissu vaso-péritonéal, par le fait que ses différents lobules, correspondant aux capillaires, se soudent entre eux, de façon à former une masse compacte, composée de cellules réciproquement comprimées, polyédriques, ne montrant plus l'arrangement régulier constaté sur les lobules isolés. De la surface du corps adipeux émergent les capillaires, dont les extrémités distales, aveugles, sont entièrement libres du tissu vaso-péritonéal, ce qui revient à dire que leur couche péritonéale est restée plate.

Le tissu vaso-péritonéal renferme, dans son épaisseur, et ce dans l'intérieur des cellules péritonéales hypertrophiées, un grand nombre d'inclusions de différentes sortes. Cori (90) en a distingué trois bien différentes: des globules rouges en voie de dégénérescence, des masses de pigment, et des corpuscules fusiformes (p. 556). Ikeda (03), d'autre part, n'a pas trouvé les corpuscules fusiformes dans l'épaisseur du tissu vaso-péritonéal, mais seulement flottant librement dans la cavité du corps, et il met, de plus, en doute qu'il puisse se rencontrer des globules rouges dans ce tissu (p. 145). Quant à lui, il n'a observé, dans le cytoplasme des cellules péritonéales hypertrophiées, que des sphérules vitelloïdes, variant de la dimension des globules sanguins à celle du noyau de ces éléments. Ces sphérules disparaissant pendant le développement des produits sexuels, l'auteur japonais estime qu'elles doivent être considérées comme constituant une substance de réserve ayant, au moins physiologiquement, beaucoup d'analogie avec la graisse. C'est ce qui justifie le nom de couche alimentaire (nutriment layer) donné au tissu vaso-péritonéal (p. 144).

En ce qui me concerne, j'ai observé, dans l'épaisseur du tissu vaso-péritonéal, aussi bien les inclusions reconnues par Cori: globules rouges, pigment et corpuscules fusiformes, que les sphérules vitelloïdes décrites par Ikeda, la présence de ces dernières étant, toutefois, la plus constante. Le degré d'abondance de ces différentes espèces d'inclusions varie, en effet, considérablement d'un animal à l'autre et, très probablement, chez un même animal avec son état physiologique. En outre, le réactif fixateur employé doit modifier l'aspect présenté par le contenu des cellules vaso-péritonéales, peut-être même faire disparaître, par dissolution, certains éléments.

Les sphérules vitelloïdes sont, de tous ces éléments, ceux qui s'observent le plus constamment; elles ne manquent jamais dans les corps adipeux renfermant des produits sexuels en voie de développement. Mais leur abondance varie considérablement. Les plus petites sphérules, mesurant environ 1 μ de diamètre, ont tout l'aspect de gouttelettes graisseuses. Ces éléments se trouvent, non seulement dans les cellules du tissu adipeux, mais aussi, quoique d'une façon non constante, dans l'intérieur des capillaires cæcaux et dans l'épaisseur de l'épithélium stomacal, principalement dans la profondeur de ses cellules. Ces gouttelettes ou sphérules plus ou moins fluides, représentant, à n'en pas douter, le produit de la digestion, tombent de l'épithélium digestif où elles sont élaborées directement dans le sinus péristomacal, d'où elles passent dans les capillaires et de là dans la couche vaso-péritonéale, où elles se logent dans le plasma des cellules constituant cette couche. A en juger par leur aspect, homogène et légèrement réfringent, ainsi que par leur vive affinité pour l'éosine, je crois que l'opinion d'Ikeda (03), confirmant d'ailleurs l'idée de Kowalevsky (67), d'après laquelle ces sphérules seraient de nature graisseuse, est parfaitement justifiée. Si l'on tient en outre compte du fait que ces sphérules sont, ainsi que l'a décrit Ikeda, assimilées par les produits sexuels en voie de développement, c'est à bon droit qu'on les comparera au vitellus.

Les sphérules vitelloïdes se réunissent, à l'intérieur du tissu vaso-péritonéal, en masses arrondies plus ou moins volumineuses, dont le diamètre peut approcher de celui des globules sanguins, et atteindre 10 μ. Ce sont ces masses qui servent à la nutrition des produits sexuels, sans qu'il m'ait été possible d'élucider comment se fait leur assimilation (voir à organes sexuels).

Il est certain que si, conformément aux données d'Ikeda (03), le tissu vaso-péritonéal n'avait pas d'autres fonctions que celle d'emmagasiner des substances de réserve, entièrement utilisées pour le développement des produits sexuels, le tissu lui-même disparaissant au fur et à mesure que se fait la résorption de ses éléments vitelloïdes, non seulement ce tissu mériterait le nom de couche alimentaire, mais il pourrait aussi être qualifié d'épithélium folliculaire des organes sexuels, et c'est peut-être bien là sa véritable signification. Mais il me paraît que les substances de réserve accumulées dans les corps adipeux, si elles servent indubitablement au développement des organes sexuels, peuvent pourtant aussi être mises à contribution par l'organisme lui-même, soit en cas de jeûne — la longue résistance des *Phoronis* gardées dans de petites quantités d'eau non renouvelée s'expliquerait peut-être par

là — soit, bien plus probablement, lors de la régénération, suivant l'autotomie du lophophore, ou bien lors de la régénération reproductrice (chez *Ph. Kowalevskyi*). Les fragments d'animaux en voie de régénération spontanée sont, en effet, remplis par les corps adipeux très développés, chargés de ces sphérules graisseuses de réserve.

On a vu que Cori (90) a reconnu la présence, dans le tissu vaso-péritonéal, de globules rouges en voie de dégénérescence [ce doit être, d'après le contexte, par erreur que l'on trouve, dans son exposé, «Regeneration» (p. 556) et «regenerirenden Zellen» (p. 557)]. Ikeda (03), n'ayant jamais pu vérifier ce fait, estime qu'il mérite confirmation (p. 145). Cette confirmation, je l'ai trouvée, particulièrement claire, chez *Ph. Mülleri* (fig. 4 et 5, Pl. 7). Tout comme Cori, je dirai que l'on rencontre, dans l'intérieur des cellules du tissu vaso-péritonéal, des globules rouges extravasés, dont les uns sont encore bien reconnaissables comme tels, tandis que les autres sont fortement modifiés et altérés. Les globules rouges subissent manifestement, dans l'épaisseur du tissu vaso-péritonéal, une dégénérescence granuleuse, allant jusqu'à leur dislocation complète, le produit ultime de cette dégénérescence paraissant être cette catégorie d'inclusions que Cori a considérée comme représentant du pigment. Quant à moi, je ne saurais dire si les granulations en lesquelles se résolvent les hématies sont bien réellement de nature pigmentaire et, en ce qui concerne leur sort ultérieur, je ne puis que poser la question de savoir si elles sont résiduaires et destinées à être éliminées, ou bien si, au contraire, elles doivent contribuer à la formation des substances de réserve.

Corpuscules fusiformes. Kowalevsky (67) a décrit la présence, dans le corps adipeux, d'inclusions qu'il a rapportées aux stades successifs de la spermatogenèse (p. 18, et fig. 13 *a—d*), les premiers stades étant représentés, d'après lui, par des corpuscules effilés, rigides et immobiles, dont il fit ressortir le petit nombre, contrastant avec l'abondance qui caractérise généralement les spermatozoïdes. D'autre part, Metschnikoff (71) a observé, chez des *Phoronis* nouvellement métamorphosées, différentes cellules incolores flottant dans la cavité du corps, parmi lesquelles quelques unes se distinguent par leur forme effilée (p. 250, fig. 6 A, Pl. 20). Il les rapprocha des bâtonnets décrits comme spermatozoïdes par Kowalevsky, et mit en doute l'exactitude de cette interprétation. A son tour, Cori (90) a distingué, au nombre des inclusions renfermées dans le tissu vaso-péritonéal, des corpuscules particuliers, fusiformes (spindelförmige Körper). D'après lui (p. 556), Kowalevsky se serait déjà trouvé en présence de ces inclusions. Il faut dire que Cori rapporte à ses corpuscules fusiformes les figures que Kowalevsky a données comme stades de la spermatogenèse. En réalité, il est impossible de décider si tous les stades représentés par Kowalevsky (67) dans sa fig. 13 *a—d* se rapportent à la spermatogenèse, mais son texte (p. 18) ne laisse aucun doute à cet égard, car il dit positivement que ces corpuscules, d'abord immobiles dans les jeunes stades, se transforment en filaments animés de mouvements, libres dans la cavité du corps (p. 18). Dans ces conditions, il est probable que c'est bien réellement en présence des stades de la spermatogenèse que Kowalevsky s'est trouvé, les figures (fig. 13 *a—d*) qu'il en a données étant, à vrai dire, très peu

démonstratives. Dès lors, ce serait METSCHNIKOFF (71) qui aurait le premier observé les corpuscules fusiformes, tels qu'ils ont ensuite été décrits par CORI (90).

IKEDA (03) n'a pas rencontré les corpuscules fusiformes chez *Ph. Ijimai* et, chez *Ph. australis*, il ne les a trouvés que dans la cavité du corps, mais jamais dans le tissu vaso-péritonéal.

D'un autre côté, YATSU[1]), s'occupant des corpuscules fusiformes qui se rencontrent dans le liquide cœlomique de *Lingula*, a fort heureusement rapproché les «spindle-bodies» de ce Brachiopode de ceux des *Phoronis*. MR YATSU a bien voulu attirer mon attention sur le fait que des corpuscules fusiformes semblables s'observent également chez beaucoup d'Annélides, notamment chez *Nereis*; et je n'ai pas eu de peine à vérifier ce renseignement. Chez plusieurs exemplaires de *Nereis cultrifera* j'ai, en effet, trouvé le liquide périviscéral rempli de corpuscules fusiformes rappelant absolument ceux des *Phoronis*.

Sans vouloir essayer de faire la bibliographie de cette question, je crois pourtant devoir signaler que CLAPARÈDE (68) a déjà reconnu l'existence, chez divers Annélides, de corpuscules fusiformes, les uns, «corpuscules lymphatiques» (fig. 5, *k*, Pl. 14), flottant dans la cavité périviscérale de *Syllis aurita*, les autres, «corpuscules du sang, fusiformes, longs de 0,033 mm. à 0,55 mm., dépourvus de nucléus» (p. 269; fig. 3 A, Pl. 23), chez *Audouina filigera*. D'autre part, des corpuscules figurés par EISIG[2]) [«verschieden große spindel- oder flaschenförmige, aus einer ganz homogenen, weichen, schwach lichtbrechenden Masse aufgebaute Gebilde» (p. 232)] chez *Heteromastus* (fig. 10, Pl. 28), en lesquels il a toutefois reconnu le contenu de certaines cellules glandulaires épidermiques, présentent, à première vue, une ressemblance frappante avec les corpuscules fusiformes de la cavité cœlomique des *Phoronis*. EISIG fait d'ailleurs remarquer que des formations tout à fait semblables ont été souvent décrites dans le liquide périviscéral de différents Annélides, ce qui l'a d'abord fait croire à une confusion. Mais il a pu s'assurer ensuite que, chez *Capitella*, les leucocytes de la cavité du corps sont tantôt amœboïdes et tantôt fusiformes, et il a même observé le passage de la première forme à la seconde (p. 232). Il résulte de là que, dans certains cas, les corpuscules fusiformes de la cavité du corps des Annélides sont simplement des leucocytes, mais il n'en demeure pas moins que, dans d'autres cas (ainsi chez *Nereis*), il s'y rencontre des éléments spéciaux, semblables aux corpuscules fusiformes de *Phoronis* et de *Lingula*.

La forme des corpuscules en question varie de celle d'un ovoïde à celle d'un fuseau plus ou moins allongé, parfois étranglé en son milieu ou plus ou moins effilé à ses deux extrémités. Les dimensions absolues de ces éléments varient beaucoup (fig. 22 et 23, Pl. 7). Chez *Ph. Mülleri*, j'en ai rencontré ne dépassant pas 5 μ sur 2 (fig. 23, *e*) tandis que d'autres atteignaient, exceptionnellement il est vrai, 150 μ sur 10 (fig. 23, *f*). Les dimensions habituelles varient entre 20 et 30 μ de long sur 10 à 15 μ de large. D'après les figures de CORI (90,

---

1) YATSU, N., Notes on Histology of *Lingula anatina*. Journ. Coll. Sc. Japan Tokyo Vol. 11 1902.

2) EISIG, H., Die Capitelliden. Fauna Flora Golf. Neapel 16. Monogr. 1887.

fig. 12 et 13, Pl. 27), ces corpuscules mesurent 11 à 43 μ de long chez *Ph. psammophila*. [Chez *Lingula*, d'après Yatsu (cité p. 112) ils mesurent en moyenne 16 μ sur 55, la longueur pouvant atteindre 110 μ sur les corpuscules les plus grands. Chez *Nereis cultrifera*, d'après mes propres observations rapides, les corpuscules fusiformes atteignent au maximum 8 μ sur 30.]

Chez *Phoronis*, les corpuscules fusiformes se rencontrent, d'une part, dans l'intérieur des cellules du tissu vaso-péritonéal et, d'autre part, flottant librement dans la cavité du corps. Cori les a vus rejetés à l'extérieur par l'intermédiaire des néphridies (p. 556).

Cori (90) considère comme probable que les corpuscules fusiformes prennent leur origine aux dépens des globules rouges, qui dégénèrent dans l'épaisseur du tissu vaso-péritonéal (p. 557). Yatsu arrive, en ce qui concerne les corps fusiformes de *Lingula*, à la même conclusion, et cela d'une façon beaucoup plus formelle (p. 13). Dès lors, il considère les corpuscules fusiformes comme représentant des cellules dont le noyau a dégénéré, tandis que leur corps se transformait en substance fibreuse (p. 15). Laissant de côté la question de savoir si l'origine des corpuscules fusiformes aux dépens des globules sanguins peut être considérée comme établie chez *Lingula*, je dois dire que je n'ai pas pu me convaincre que, chez *Phoronis*, ces corpuscules prennent leur origine dans les globules rouges extravasés. Sans doute, cette hypothèse est très tentante, quand on observe côte à côte, dans le tissu vaso-péritonéal, les hématies en dégénérescence et les corpuscules fusiformes à différents états de développement. Mais je n'ai pas pu rattacher la série des stades de la dégénérescence des globules rouges (fig. 23 *a—d*, Pl. 7) à celle des stades du développement des corpuscules fusiformes (fig. 23 *e—j*). Dès lors, je dois considérer comme absolument irrésolue la question de l'origine des corpuscules fusiformes.

Les corpuscules fusiformes présentent, ainsi que l'ont reconnu Cori et Ikeda, une striation longitudinale bien nette. Du moins cette striation, généralement spiraloïde, est-elle bien apparente sur certains corpuscules, les plus nombreux, tandis qu'elle ne se montre pas sur d'autres (fig 22 *d—f*, Pl. 7), probablement moins avancés dans leur évolution. Assez souvent (fig. 22 *e*, *f*, *h*, *i*, fig. 23 *h—j*, Pl. 7) j'ai observé, à la surface des corpuscules fusiformes, des noyaux cellulaires, dont il m'est impossible de dire s'ils leur appartiennent en propre, ou bien si ce sont des noyaux de leucocytes appliqués sur ces corpuscules.

Les corpuscules fusiformes, flexibles sur le vivant, deviennent durs et cassants sur le matériel fixé. Ils rappellent alors beaucoup, par leur aspect et leur coloration, la substance musculaire.

Les corpuscules fusiformes étant destinés à être éliminés, on ne saurait guère douter qu'ils représentent des produits de désassimilation, hypothèse qui est également celle de Yatsu relativement aux corpuscules fusiformes de *Lingula*. Mais, considérant que l'origine de ces corpuscules aux dépens des globules sanguins reste douteuse, au moins chez *Phoronis*, je ne saurais dire s'il faut voir en eux des cellules modifiées, ou bien des concrétions, assurément bien spéciales. En tout cas, il suffit de les comparer aux leucocytes (fig. 8, Pl. 7), pour se convaincre qu'ils n'ont rien de commun avec eux.

Cette question des corpuscules fusiformes des *Phoronis*, leur origine et leur signification, est donc encore très obscure, et mérite certainement de faire l'objet de nouvelles recherches, au cours desquelles la comparaison avec d'autres animaux possédant des corpuscules semblables (Annélides) serait probablement fructueuse.

10. Organes sexuels.

Dyster (58), observant *Ph. hippocrepia*, a constaté que cette espèce est hermaphrodite, mais il n'a pas reconnu la structure ni les rapports exacts des organes sexuels. Kowalevsky (67), tout en vérifiant l'hermaphroditisme chez la forme du port de Naples, a établi que les produits sexuels se développent dans ce qu'il a appelé les corps adipeux [Gefäßperitonealgewebe, Cori (90)], c'est-à-dire sur les capillaires en cœcum de la région inférieure du tronc. Caldwell (82) a précisé en disant que les œufs et les spermatozoïdes se développent sur le vaisseau efférent, dans la chambre antérieure gauche du tronc. Benham (89) a confirmé les données de ses prédécesseurs, tandis que Cori (90) n'a pas pu faire d'observations à ce sujet, *Ph. psammophila* ne s'étant pas trouvée à maturité sexuelle au moment où il l'a étudiée.

Dans sa description de *Ph. architecta*, Andrews (90[1]) mit en doute que cette espèce soit hermaphrodite, à moins que, dit-il, les produits sexuels mâles et femelles ne s'y développent pas simultanément. Plus nouvellement, Torrey (01) a été également conduit à penser que *Ph. pacifica* serait peut-être dioïque.

Mais les seules observations un peu étendues sur les organes sexuels des *Phoronis* sont celles d'Ikeda (03), qui a étudié *Ph. Ijimai* et *Ph. australis*, hermaphrodites l'une et l'autre. Il confirme que les organes sexuels se développent sur les capillaires en cœcum de l'extrémité inférieure du corps, l'ovaire dorsalement (analement) par rapport au testicule, à la suite de modifications dont le revêtement péritonéal de ces capillaires est le siége.

J'ai examiné, sous le rapport des organes sexuels, *Ph. hippocrepia*, *Ph. Kowalevskyi*, *Ph. psammophila*, *Ph. Sabatieri*, *Ph. architecta*, *Ph. Mülleri* et *Ph. gracilis*.

Chez *Ph. hippocrepia* et *Ph. Kowalevskyi* — variétés d'une même espèce, selon moi — je n'ai pas eu de peine à me convaincre de l'exactitude, d'ailleurs indubitable, des observations de Dyster (58), Kowalevsky (67) et Caldwell (82), représentant ces *Phoronis* comme hermaphrodites.

Chez *Ph. psammophila* et *Ph. Sabatieri*, je n'ai jamais observé, chez un même individu, les organes des deux sexes simultanément développés, mais rien que l'ovaire ou le testicule — sauf une exception, sur laquelle je reviendrai. Quant à *Ph. architecta*, je n'en ai débité en coupes qu'une seule extrémité inférieure, dans laquelle j'ai observé un ovaire bien développé, sans aucune trace de testicule. En ce qui concerne *Ph. Mülleri*, je n'ai rencontré que des

individus à ovaire, et n'ai rien vu du testicule. Chez *Ph. gracilis*, enfin, je n'ai pas trouvé d'animaux à maturité sexuelle.

L'examen comparatif des fig. 3, Pl. 3, 22 et 23, Pl. 4, 19, Pl. 5, et 24, Pl. 7, permettra de se rendre compte qu'il n'est pas difficile de constater, sur les coupes, si les organes sexuels sont développés et, dans l'affirmative, s'il existe simultanément un ovaire et un testicule.

La fig. 3, Pl. 3 représente une coupe transversale de la région ampullaire de *Ph. Kowalevskyi*. Sur cette figure, tout comme sur la fig. 33 (Pl. 13) de Benham (89), se rapportant à *Ph. australis*, nous constatons l'existence, dans la chambre orale gauche de la cavité du corps, d'un ovaire et d'un testicule situés côte à côte, le testicule en avant, c'est-à-dire oralement, par rapport à l'ovaire.

Les fig. 22 et 23, Pl. 4, maintenant, montrent l'une et l'autre des coupes transversales de l'ampoule de *Ph. psammophila*, et permettent de reconnaître, sur l'une, l'existence d'un ovaire seulement, et, sur l'autre, empruntée à un individu différent, celle d'un testicule seulement. Cet ovaire et ce testicule occupent chacun tout l'espace qui, chez *Ph. Kowalevskyi* (fig. 3, Pl. 3), se trouve partagé entre les deux organes; de telle sorte que l'ovaire de *Ph. Kowalevskyi* ne correspond qu'à la moitié postérieure (anale) de l'ovaire de *Ph. psammophila*, tandis que son testicule correspond à la moitié antérieure (orale) du testicule de *Ph. psammophila*.

Ainsi, chez *Ph. psammophila*, et il en est de même chez *Ph. Sabatieri*, on n'observe jamais, chez un même individu, les organes mâle et femelle, mais rien que l'ovaire ou bien rien que le testicule. Quand c'est l'ovaire qui est développé, on n'observe pas de trace du testicule, et réciproquement. Dans un cas, pourtant, chez une *Ph. psammophila* du petit Pantano près de Messine (conservée en mai), j'ai constaté l'existence, au milieu d'un testicule fort étendu, comparable à celui de la fig. 22, Pl. 4, de quelques jeunes ovules indéniables, immédiatement reconnaissables.

Que conclure de cette observation unique, quoique bien positive? Ou bien elle a porté sur une exception, ou bien, et ceci me paraît plus probable, elle se rapporte à un individu dont le testicule, sur le point de cesser son activité, se prépare à céder la place à un ovaire, ce qui revient à dire que ces *Phoronis* seraient protérandriques. C'est là une hypothèse à laquelle on est également conduit par le fait que les individus de *Ph. psammophila*, *Ph. Sabatieri*, etc., dont l'ovaire est en activité, n'en renferment pas moins presque toujours des spermatozoïdes dans leur cavité du corps, circonstance qui ne s'explique qu'en admettant que ces spermatozoïdes ont été produits par l'individu même qui les renferme, avant que son ovaire ne se fût développé, à moins que l'on ne préfère supposer, chose également possible, que ces spermatozoïdes sont étrangers et sont entrés par la voie des néphridies (voir le paragraphe relatif à la fécondation).

Qu'il s'agisse d'espèces possédant simultanément ovaire et testicule (*Ph. Kowalevskyi*, etc.) ou d'espèces chez lesquelles un même individu fertile ne possède que l'un ou l'autre de ces organes (*Ph. psammophila*, etc.), dans tous les cas, les organes sexuels se trouvent exclusivement développés sur les capillaires en cœcum greffés sur la partie inférieure du vaisseau

latéral ou efférent, c'est-à-dire qu'ils sont logés dans la chambre orale gauche de la cavité du corps, sur le côté de l'estomac, donc dans l'ampoule.

Les produits sexuels se développent dans la paroi des capillaires cœcaux, au sein de leur revêtement péritonéal, transformé en ce tissu particulier que Cori (90) a désigné sous le nom de «Gefäßperitonealgewebe», constituant les corps adipeux de Kowalevsky (67).

Il faut remarquer ici que, d'après Ikeda (03), qui a étudié des espèces possédant simultanément les organes des deux sexes, le tissu vaso-péritonéal ne se développe que sur les capillaires, la paroi du vaisseau latéral lui-même ne subissant par l'hypertrophie de sa couche péritonéale. De même, les cellules sexuelles primordiales et leurs dérivés ne se rencontreraient que sur les capillaires, spermatogonies sur les uns, oogonies sur les autres.

Chez *Ph. psammophila* et les autres espèces dioïques — expression dont l'exactitude n'est pas certaine, puisque je n'ai pu exclure la possibilité qu'elles seraient protérandriques — non seulement la paroi du vaisseau efférent lui-même subit l'hypertrophie de sa couche péritonéale tout comme les capillaires cœcaux, mais il se trouve des cellules sexuelles dans cette paroi; bien plus, c'est dans cette paroi du vaisseau latéral que l'on peut découvrir les premières cellules sexuelles.

C'est en s'adressant à des individus dont les organes sexuels ne sont pas encore développés que l'on peut le mieux se faire une idée des rapports que présentent les cellules sexuelles primordiales avec la paroi du vaisseau latéral. Ainsi, sur la fig. 6, Pl. 5, on voit le vaisseau latéral coupé transversalement. Le revêtement péritonéal de la paroi vasculaire a subi l'hypertrophie caractéristique du tissu vaso-péritonéal, sauf au voisinage de l'insertion du vaisseau sur le préestomac. En avant de cette insertion, en haut sur la figure, on reconnaît, extérieurement à la membrane fibro-musculaire, un petit groupe de cellules à noyau volumineux, dépendant manifestement de la couche péritonéale, et qui ne sont autre chose — les stades ultérieurs le démontrent — que les cellules sexuelles primordiales. Chez l'individu auquel est empruntée la figure qui nous occupe, les organes sexuels ne sont encore représentés que par de petits amas de cellules sexuelles primordiales, compris dans le revêtement péritonéal du vaisseau latéral, dans la partie inférieure du trajet de celui-ci. Il n'est pas encore possible de se prononcer sur le sexe de l'organe dont ces cellules représentent l'ébauche.

Sur la fig. 4, Pl. 7, coupe transversale du vaisseau latéral, chez *Ph. Mülleri*, nous voyons un stade plus avancé d'une ébauche sexuelle. A ce niveau, le vaisseau latéral est en communication ouverte avec le sinus péristomacal; une hématie passe précisément de l'un dans l'autre. Toute la paroi du vaisseau a sa couche péritonéale hypertrophiée, les énormes vacuoles dont elle est creusée étant bourrées de globules rouges en dégénérescence. Mais, de part et d'autre de la communication du vaisseau avec le sinus péristomacal, se voit, en lieu et place du péritoine vacuolisé, une masse de grosses cellules compactes à noyau volumineux et globuleux. Ces cellules sont de nouveau les cellules sexuelles primordiales, mais il est toujours difficile de décider si elles représentent des oogonies ou des spermatogonies,

quoique le volume relativement considérable de ces cellules rende vraisemblable qu'il s'agisse d'oogonies.

Si nous examinons maintenant des coupes dans un individu à maturité sexuelle, par exemple un individu à testicule bien développé, nous trouverons, au dessus de la région où se déroule la spermatogenèse, une assez grande étendue du vaisseau latéral où celui-ci, tout entier noyé dans le corps adipeux (fig. 3, Pl. 7), présente, immédiatement en dehors de sa membrane musculaire, une couche de cellules sexuelles, c'est-à-dire, dans ce cas, des spermatogonies. Ces cellules sexuelles, tout comme dans les cas que nous avons déjà examinés, se trouvent au voisinage du méso-vasculaire. Elles s'étendent sur les capillaires en cœcum, qui partent du vaisseau latéral, et s'irradient dans l'épaisseur du corps adipeux. Plus bas, tandis que cette même couche de spermatogonies se retrouve immédiatement en dehors des cavités vasculaires, on observe, dans l'épaisseur du tissu vaso-péritonéal, toutes les phases de la spermatogenèse, mais celles-ci sont très difficiles à déchiffrer par suite de la petitesse des éléments et aussi de la façon dont les stades les plus divers sont mêlés. Quant à moi, je ne suis pas parvenu à établir d'une façon certaine la succession des stades de la spermatogenèse, et je préfère ne pas en donner de figures plutôt que d'en fournir d'inexactement interprètées.

Sans pouvoir affirmer absolument la chose, je crois avoir bien constaté que les spermatocytes (produits par la division des spermatogonies siégeant au contact des parois capillaires) tombent dans les cavités (intracellulaires) du tissu vaso-péritonéal et, arrivés là, s'incorporent à des sphères vitellines dont ces vacuoles sont bourrées. C'est au sein de ces masses vitellines que les spermatocytes se diviseraient en spermatides, la transformation de celles-ci en spermatozoïdes paraissant s'effectuer dans la cavité du corps. Mais, et je le répète expressément, je ne suis pas arrivé à une compréhension nette de cette spermatogenèse, sans la connaissance de laquelle la structure exacte du testicule lui-même ne se comprend qu'imparfaitement.

D'après Ikeda (03), l'hypertrophie que subit la couche péritonéale des vaisseaux en cœcum, accompagnée du dépôt, dans cette couche, de granulations graisseuses, est préparatoire au développement des produits sexuels. Il désigne le «Gefäßperitonealgewebe» de Cori sous le nom de «nutriment layer» et considère que cette couche disparaît au cours du développement de l'ovaire ou du testicule; après quoi le tissu testiculaire ou ovarien, formant la couche externe de la paroi des capillaires, est directement baigné par le liquide cœlomique. Pour ma part, je ne puis interprèter ainsi les faits, car je constate, non pas une disparition du corps adipeux, mais son envahissement par les produits sexuels en voie de développement, c'est-à-dire que la couche péritonéale hypertrophiée des vaisseaux capillaires forme le substratum des organes sexuels.

Voyons, en effet, comment se présente l'ovaire chez un animal dont la cavité du corps renferme des œufs libres, circonstance qui permet de conclure à l'état de maturité de l'organe femelle. La fig. 5, Pl. 7, représente une coupe transversale à travers un ovaire de *Ph. Mülleri*. répondant à ces conditions. On y voit le vaisseau latéral, avec le mésentère qui le rattache

à la splanchnopleure stomacale, et plusieurs des capillaires en cœcum, s'irradiant à partir de ce vaisseau, coupés suivant une partie de leur longueur. Tant sur le vaisseau latéral que sur les capillaires qui en partent, la couche péritonéale est hypertrophiée, tout comme dans les corps adipeux non compliqués de produits sexuels. Ceux-ci, représentés par des ovules de toute grosseur, sont logés dans l'épaisseur du tissu vaso-péritonéal. A la surface du vaisseau latéral, de part et d'autre de son insertion sur l'estomac, se retrouvent les amas de cellules sexuelles primordiales, oogonies, correspondant aux deux masses de cellules que nous avons reconnues dans un stade jeune de l'organe sexuel (fig. 4, Pl. 7), tandis que les oocytes se rencontrent sur le trajet des capillaires en cœcum; les plus petits dans la profondeur de la couche vaso-péritonéale, c'est-à-dire immédiatement en dehors de la membrane délimitant la cavité capillaire, les plus gros occupant, au contraire, toute l'épaisseur de cette couche, et faisant même saillie à sa surface.

D'après Ikeda (03), en même temps que grandissent les oocytes, entourés d'une gaîne de cellules folliculaires, les cellules péritonéales dilatées diminuent de plus en plus de hauteur, jusqu'à disparaître complètement. Mais, pas plus que pour le testicule, ce n'est ainsi que je comprends le phénomène. Il me paraît que les jeunes oocytes tombent dans les cavités du tissu vaso-péritonéal, et que ce sont les cellules de ce tissu qui forment le seul follicule qui se développe autour des ovules. Dans cette hypothèse, toutes les cellules péritonéales hypertrophiées et chargées de réserves alimentaires vitellines auraient la valeur de cellules folliculaires. Je ne me dissimule nullement qu'il serait moins surprenant de voir les jeunes ovules s'insinuer entre les cellules péritonéales dilatées, plutôt que pénétrer en leur intérieur, mais il me paraît que ces jeunes ovules pénètrent bien réellement dans les cavités du tissu vaso-péritonéal, tout comme le feraient, dans le cas du testicule, les spermatocytes. En somme, il n'est sans doute pas plus surprenant de voir les cellules sexuelles en voie de développement tomber dans les cavités (intracellulaires) du revêtement péritonéal hypertrophié, que d'y voir pénétrer les globules sanguins. La coupe de l'ovaire que nous examinons en ce moment (fig. 5, Pl. 7) montre précisément plusieurs de ces globules rouges extravasés, logés dans les cavités du tissu vaso-péritonéal. Si l'on admet que ces globules sont logés à l'intérieur des cellules péritonéales dilatées, il n'y a pas de raison pour mettre en doute que les produits sexuels se développent dans ces mêmes cavités intracellulaires. Evidemment, ce processus est exceptionnel, mais l'interprétation que j'en ai donnée répond à la seule conception qui me paraisse exacte.

Les transformations subies par l'oocyte pendant sa période d'accroissement seraient relativement faciles à suivre, mais je n'en ferai pas l'analyse détaillée. Tandis que le corps ovulaire se charge de substances deutoplasmiques, puisées dans le tissu vaso-péritonéal, la vésicule germinative se dilate fortement. Elle renferme, comme l'a décrit Ikeda (03), deux nucléoles de structure bien différente. J'ai observé plusieurs fois, chez *Ph. Mülleri*, un noyau vitellin bien net, paraissant constitué de membranes emboîtées (fig. 5, Pl. 7), mais je n'ai pas suivi l'histoire de ce corps.

La description que j'ai donnée des organes sexuels diffère de celle fournie par Ikeda (03), 1° en ce que je ne trouve pas que les cellules sexuelles primordiales n'apparaissent que sur les capillaires, attendu que je les observe sur la paroi du vaisseau latéral lui même, et 2° en ce que je ne trouve pas non plus que le développement des organes sexuels ait pour résultat une régression complète du tissu vaso-péritonéal, étant donné que, d'après moi, les éléments sexuels se développent dans l'épaisseur de ce tissu, c'est-à-dire dans les cavités intracellulaires de la paroi péritonéale hypertrophiée.

Ainsi, les cellules sexuelles primordiales sont situées sur la paroi du vaisseau efférent, et s'étendent sur la base des capillaires qui en partent, où elles sont alors situées dans la profondeur de la couche péritonéale hypertrophiée, qui recouvre non seulement les capillaires, mais le vaisseau latéral lui-même. Les oocytes ou spermatocytes, suivant les cas, tomberaient ensuite, dans les cavités du revêtement péritonéal, chargé de substances nutritives, et y poursuivraient leur développement. Les produits sexuels, pour passer dans la cavité du corps, n'ont plus qu'à déchirer la surface du tissu vaso-péritonéal.

Fait très particulier, et que je ne m'explique en aucune façon, il m'est arrivé à différentes reprises, de trouver, sur des coupes, la cavité lophophorale d'animaux porteurs d'embryons entre leurs tentacules (*Ph. Sabatieri*), remplie de spermatozoïdes en voie de développement. Je ne sais, dans le cas où leur présence dans cette cavité ne serait pas anormale (déchirure?), ni comment ils y ont pénétré, ni comment ils pourront en sortir.

II. Ontogenèse.

1. Maturation, ponte et fécondation.

On a vu plus haut (p. 114) que, si l'observation de Kowalevsky (67), d'après laquelle les *Phoronis* sont hermaphrodites, s'est vérifiée, non seulement chez sa forme du port de Naples (fig. 3, Pl. 3) appelée depuis lors *Ph. Kowalevskyi*, mais chez plusieurs autres, telles que *Ph. hippocrepia*, *Ph. australis* et *Ph. Ijimai*, l'observation d'Andrews (90[1]) mettant en doute que *Ph. architecta* soit hermaphrodite — ou, tout au moins, que les produits sexuels mâles et femelles y soient mûrs simultanément — peut s'étendre à *Ph. psammophila*, *Ph. Sabatieri* et *Ph. Mülleri*. Quoi qu'il en soit, et qu'il s'agisse ou non d'espèces hermaphrodites, les œufs subissent dans l'ovaire tout leur accroissement et tombent ensuite, par déhiscence du follicule, dans la cavité du corps, où ils peuvent séjourner un certain temps et s'accumuler en assez grand nombre. Ikeda (01) a constaté que ces œufs sont des oocytes de premier ordre.

et qu'ils montrent toujours la figure karyokinétique préalable à la formation du premier globule polaire. Voir fig. 14, Pl. 8, l'un de ces œufs, emprunté à *Ph. Mülleri*.

On sait depuis Dyster (58) que c'est par les néphridies que les œufs sont évacués au dehors, et cet auteur a déjà constaté que les œufs, une fois pondus, sont retenus dans la concavité du lophophore, adhérents aux tentacules du géniteur, où ils subissent leur développement embryonnaire. Cette observation de la protection accordée par l'adulte à ses embryons a été vérifiée chez toutes les espèces, sauf chez *Ph. Mülleri*, où j'ai montré (03, p. 23) la probabilité de l'existence d'une ponte libre.

Où et comment se fait la fécondation? C'est une question que Kowalevsky (67) s'est déjà posée, sans pouvoir la résoudre avec certitude. Partant du fait que la *Phoronis* étudiée par lui est non seulement hermaphrodite, mais que les œufs et les spermatozoïdes y sont mûrs simultanément chez un même animal, il a admis comme probable l'existence de l'autofécondation, en faveur de laquelle plaide l'observation que, chez des individus isolés, le développement procède normalement; pourtant, on ne peut pas absolument exclure la possibilité de la pénétration de spermatozoïdes étrangers dans la cavité du corps de l'animal. Kowalevsky suppose, en effet, que c'est dans la cavité du corps de l'adulte que doit se faire la fécondation.

Il est extrêmement difficile, ainsi que Kowalevsky s'en est fort bien rendu compte, de décider si, chez cette *Phoronis* qui produit et évacue simultanément ses œufs et ses spermatozoïdes, la fécondation est ou non croisée. Toujours est-il qu'il semble bien que l'autofécondation doive être le sort réservé à la grande majorité des œufs.

Mais les observations d'Ikeda (01) ont montré que la maturation ne se fait qu'après la ponte; c'est seulement quand l'œuf a été en contact avec l'eau de mer que le premier globule polaire, puis le second, sont expulsés; c'est donc alors seulement que la fécondation proprement dite peut se produire. Sans doute, une possibilité qui n'est pas exclue, c'est la pénétration, préalable à la fécondation proprement dite, du spermatozoïde dans l'œuf, alors que celui-ci se trouve encore dans la cavité du corps — et nous verrons tantôt que ce cas se produit parfois, très exceptionnellement il est vrai, et peut-être même anormalement.

Fait reconnu depuis longtemps, et toujours vérifié, on trouve dans le lophophore des adultes porteurs d'embryons tous les stades du développement, depuis l'œuf non segmenté, jusqu'à la jeune larve sur le point de s'émanciper. Ces stades se trouvent tout sériés, les plus jeunes étant les plus voisins des pores néphridiens, tandis que les plus âgés en sont les plus éloignés. On peut conclure de là que la ponte est continue pendant tout un temps, les œufs sortant un à un, à intervalles assez longs en même temps qu'assez réguliers, et commençant à se développer au fur et à mesure qu'ils voient le jour.

Cette observation ne s'applique, d'après ce que j'ai constaté, en aucune manière à *Ph. psammophila* et *Ph. Sabatieri*, espèces dioïques, ou chez lesquelles, du moins, l'ovaire et le testicule ne sont pas simultanément développés. Chez ces *Phoronis*, tous les embryons abrités dans un même lophophore se trouvent au même stade — constatation qui vient également

d'être faite par SHEARER (06, p. 510) — d'où l'on peut conclure qu'ils ont été pondus au même moment, autrement dit en se suivant de très près pendant un temps relativement court.

Chose curieuse, chez ces espèces que je qualifie, non sans hésitation, de dioïques, on trouve presque toujours, dans la cavité du corps des individus à ovaire bien développé, voire même porteurs d'embryons dans leur lophophore, de nombreux spermatozoïdes. Fait inexplicable, ces éléments se trouvent non seulement dans la cavité du tronc, mais aussi, parfois (*Ph. Sabatieri*), dans la cavité lophophorale. Des spermatozoïdes se voient très fréquemment dans l'intérieur des canaux néphridiens. D'où viennent-ils? C'est une question à laquelle je ne puis répondre que par cette alternative: ou bien ils ont été produits par l'animal même qui les renferme, avant que l'ovaire ne se soit développé, et il y aurait protérandrie chez ces *Phoronis*, les spermatozoïdes étant retenus dans la cavité du corps jusqu'à ce que les œufs soient eux-mêmes arrivés à maturité; ou bien ce sont des spermatozoïdes étrangers ayant pénétré dans la cavité du corps par la voie des canaux urinaires. Deux possibilités, entre lesquelles je ne puis décider.

Lorsque, observant, à Cette, des *Ph. Sabatieri* vivantes, j'ai trouvé dans la cavité du corps de certains individus, à la fois des œufs libres et des spermatozoïdes innombrables grouillant autour d'eux, j'ai, tout naturellement, pensé me trouver en présence d'une espèce hermaphrodite, car ce n'est que par l'examen des coupes microscopiques, en séries complètes, que j'ai pu me convaincre de ce que, chez un individu donné, on ne trouve jamais qu'un ovaire ou un testicule, et non pas les deux organes simultanément. Normalement, le développement ne commence qu'après la ponte: que le spermatozoïde ait ou non pénétré dans l'œuf pendant que celui-ci flottait dans la cavité du corps, la maturation et la fécondation ne se produisent qu'à l'extérieur.

Pourtant, il arrive, très exceptionnellement il est vrai, que des œufs se développent à l'intérieur de la cavité du corps, et cela jusqu'à un stade avancé, jusqu'à la jeune larve nageante. C'est une observation que j'ai faite à plusieurs reprises, comme je l'ai déjà signalé (03, p. 24), chez *Ph. Mülleri*, très transparente, chez laquelle il est facile de voir tournoyer les jeunes larves à l'intérieur de la cavité du corps, baignées donc par le liquide périviscéral, et déplaçant, dans leur course, des œufs non segmentés, flottant également dans ce liquide. Cette observation, faite sur le vivant, je l'ai vérifiée sur les coupes, non seulement chez *Ph. Mülleri*, mais aussi chez *Ph. Sabatieri* (chez deux individus de Cette et un autre du Lac Lucrino).

Mais, dans la très grande majorité des cas, les œufs et les spermatozoïdes restent en contact dans la cavité du corps sans que la fécondation s'ensuive, celle-ci n'ayant lieu qu'après l'évacuation des éléments sexuels.

En déchirant l'extrémité inférieure, bourrée de produits sexuels, d'une *Ph. Sabatieri*, et mettant ainsi les œufs en liberté, j'ai vu ces œufs se développer — jusqu'au premier stade larvaire — alors que toutes les précautions étaient prises pour exclure l'intervention de sper-

matozoïdes étrangers, j'entends par là autres que ceux qui se trouvaient d'avance avec les œufs dans la cavité du corps.

En résumé, il ne semble pas possible d'exclure l'intervention de l'autofécondation chez les espèces hermaphrodites, et, même chez celles que je qualifie de dioïques (?), la fécondation par les spermatozoïdes, étrangers ou non, qui se trouvent dans la cavité du corps en même temps que les œufs, paraît devoir se produire souvent. Mais il ne faut pas se dissimuler que bien des obscurités entourent encore cette question de la fécondation chez les *Phoronis*.

Ce qui est certain, c'est que, normalement, tant qu'ils flottent dans la cavité du corps, les œufs montrent tous le fuseau préalable à l'expulsion du premier globule polaire (fig. 14, Pl. 8) et que ce globule, puis le second, sont expulsés après la ponte. C'est alors aussi qu'intervient la fécondation proprement dite, la fusion des pronucléi reconstitués, telle que la montre la fig. 16, Pl. 8, sur laquelle il m'est à vrai dire impossible de décider du sexe de ces deux éléments.

Sur la fig. 16, Pl. 8, montrant les pronucléi au contact l'un de l'autre, on remarquera que ces éléments siègent, non pas au centre de l'œuf, mais vers l'un de ses pôles, le même, on peut s'en assurer, que celui auquel ont été expulsés les globules polaires, et que nous pouvons qualifier de pôle animal, ou, si l'on veut, de pôle supérieur de l'œuf.

Sur les coupes d'œufs aux stades de la fécondation, ainsi que des premières segmentations, on observe fréquemment des figures radiées surnuméraires, qui me paraissent provenir de la pénétration dans l'œuf d'un ou deux spermatozoïdes autres que celui qui assure la fécondation. Ces spermatozoïdes ne semblent apporter aucun trouble dans le développement, et je crois pouvoir leur rapporter certains éléments chromatiques, qui se retrouvent parfois, aux premiers stades de la segmentation, en dehors des noyaux légitimes des blastomères, tels qu'on les voit, par exemple, sur les fig. 17 à 19, Pl. 8. Ces spermatozoïdes subiraient une dégénérescence totale et finiraient par être absorbés par le vitellus embryonnaire.

2. Développement embryonnaire.

a. Segmentation.

Des observations sur ce sujet ont été faites par Kowalevsky (67), Foettinger (82), Caldwell (85), Roule (90, 00[2]), Masterman (00), Ikeda (01) et moi-même (02, 04).

Chez toutes les espèces, la segmentation est totale; les deux premières divisions, méridionales, conduisent à un stade 4, comportant des blastomères égaux, dont le noyau est reporté au pôle supérieur (fig. 17 et 18, Pl. 8). La troisième division, équatoriale, donne naissance à 4 blastomères plus petits, correspondant au pôle animal de l'œuf, et à

4 blastomères plus grands, la différence de taille entre les uns et les autres étant toutefois minime.

Il faut remarquer que, dès la seconde division méridionale, on observe le plus souvent un grand défaut de simultanéité entre les divisions des différents blastomères, à tel point qu'entre le stade 2 et le stade 4 se trouve souvent un stade 3; à plus forte raison trouvera-t-on presque toujours des stades à 5, 6 ou 7 blastomères intercalés entre les stades 4 et 8. Cette irrégularité dans les divisions va s'accentuant à partir du stade 8; aussi est-il à peu près impossible de reconnaître le stade 16 et, plus encore, les stades 32 et suivants. Pour ma part, je ne suis jamais parvenu à les observer.

La segmentation est donc fort irrégulière.

A partir du stade 8, les blastomères délimitent un étroit blastocèle, qui va s'accroissant à mesure que les divisions se poursuivent (fig. 19, Pl. 8). Au début, les blastomères, arrondis, ne sont qu'assez lâchement juxtaposés, la cavité de segmentation pouvant encore être ouverte (fig. 9), état de choses qui se poursuit aussi longtemps que l'embryon, toujours renfermé dans la membrane vitelline, en reste au stade morula. Mais, les divisions des blastomères se continuant, le blastocèle s'accroît et, en même temps que lui, les dimensions absolues de l'embryon: la membrane vitelline disparaît, et nous avons maintenant une blastula à peu près sphérique (fig. 20 et 26, Pl. 8), dont la paroi est formée d'une assise régulière de cellules à noyau superficiel.

L'épaisseur de la paroi de la blastula et l'étendue de sa cavité varient beaucoup d'une espèce à l'autre, et sont en rapport avec les dimensions de l'œuf. Chez les espèces à œufs volumineux, mesurant 100 μ et plus, le diamètre du blastocèle atteint à peine le double de l'épaisseur de la paroi (fig. 20, Pl. 8), tandis que, chez *Ph. Mülleri*, dont les œufs mesurent 60 μ au plus, l'étendue du blastocèle est incomparablement plus grande, en même temps que la paroi est beaucoup plus mince (fig. 26, Pl. 8).

L'embryon de *Ph. Mülleri* est cilié dès le stade blastula, tandis que, chez les autres espèces, les cils semblent n'apparaître qu'au stade gastrula. La précocité de la formation des cils chez l'embryon de *Ph. Mülleri* est probablement en rapport avec le fait que cette espèce est caractérisée par une ponte libre.

A propos des cils qui recouvrent, à un moment donné, toute la surface des embryons — que ce soit au stade blastula ou plus tard — je ne les ai jamais vus que sur le vivant, et ne puis pas décider s'il s'agit de cils ou de flagellums.

b. Gastrulation.

[Kowalevsky (67), Metschnikoff (82), Caldwell (85), Roule (00²), Masterman (00), Ikeda (01), Selys (02, 04).]

Chez toutes les espèces, la gastrulation se fait par invagination, le processus étant une embolie typique chez *Ph. Mülleri*, dont l'œuf est petit, tandis qu'il affecte une modalité

un peu différente chez les espèces dont les œufs sont plus volumineux. Chez ces espèces (toutes celles qui ont été étudiées hormis *Ph. Mülleri*), la blastula arrondie subit un aplatissement lui faisant prendre la forme d'un disque. Celui-ci accuse dès maintenant une symétrie bilatérale; en effet, le disque est légèrement ovalaire, l'une de ses extrémités étant un peu plus large que l'autre — ce qui distingue ses extrémités; en outre, l'une de ses faces se montre constituée de cellules plus volumineuses, indiquant le futur endoderme et caractérisant ce que nous pouvons dès maintenant appeler la face ventrale de l'embryon (fig. 21, Pl. 8). Ce changement de forme n'est que le préambule de la gastrulation, qui se produit maintenant par incurvation du disque tout entier, celui-ci prenant la forme d'une cuvette, la face ventrale, caractérisée par les grosses cellules, étant celle qui devient interne, et la dépression accusant son maximum de profondeur vers l'extrémité élargie de l'embryon, disons dorénavant l'extrémité antérieure.

La dépression, ébauche de l'archentéron, va s'approfondissant, en même temps que son orifice externe, le blastopore, d'abord très large et circulaire, se rétrécit de plus en plus (fig. 23, Pl. 8). Le blastopore ne se ferme pas à la manière d'un diaphragme, mais bien par suite du rétrécissement, suivi de soudure, de sa partie postérieure. Sa partie antérieure reste ouverte et persiste comme entrée de l'archentéron, je ne dis pas comme la bouche, car la formation d'un stomodéum reporte ultérieurement le reste du blastopore dans la profondeur, et fera de lui l'orifice de communication entre l'œsophage et l'estomac.

Tant que dure le processus de fermeture ou de réduction du blastopore, cet orifice se continue postérieurement en un sillon médio-ventral, comparé par Caldwell (85) à la ligne primitive des Vertébrés, mais c'est là une comparaison sur laquelle je crois inutile d'insister.

La gastrulation a pour effet de réduire considérablement le blastocèle, mais à un point très variable suivant les espèces, comme le montre la comparaison des fig. 23 et 35, empruntées, l'une à *Ph. Sabatieri* et l'autre à *Ph. Mülleri*.

c. Formation du mésoblaste.

Cette question est, de toutes celles du développement embryonnaire, la plus controversée. Elle a déjà donné lieu à de nombreuses recherches, par Kowalevsky (67), Metschnikoff (82), Foettinger (82), Caldwell (85), Roule (90, 00[2]), Schultz (97), Masterman (00), Ikeda (01), de Selys (02, 04), Cowles (04[1]) et Shearer (06). Pour l'historique de cette question, je me bornerai à renvoyer aux exposés qui en ont été publiés par Masterman (00), Ikeda (01), et moi-même (02), et je donnerai simplement ici l'indication des différentes versions du processus qui nous occupe.

Tandis que Kowalevsky (67) a cru que le mésoblaste se formerait par délamination de l'ectoblaste (p. 23; fig. 13, Pl. 2), Metschnikoff (82), Foettinger (82), Roule (00[2]), Schultz (97), Cowles (04[1]), Shearer (06) et moi (02, 04) avons pensé que le mésoblaste prend son origine dans l'endoblaste, aux dépens de cellules isolées qui tombent dans le blastocèle au moment

de la gastrulation ou même plus tôt. D'autre part, CALDWELL a décrit la formation du mésoblaste, d'abord (82) aux dépens d'une paire, puis (85) de deux paires de diverticules archentériques, à vrai dire modifiés, en ce qu'ils seraient pleins au lieu de creux. MASTERMAN (00) a cru à la formation de cinq diverticules archentériques, un impair et médian, antérieur, creux, et deux paires de diverticules pleins; IKEDA (01), enfin, a admis que le mésoblaste prend son origine, d'abord aux dépens de cellules qui se détachent isolément de l'endoderme, dès le début de la gastrulation, et tombent dans le blastocèle, puis de ce qu'il appelle les diverticules antérieurs (mais il s'agit, d'après ses figures et sa description mêmes, de diverticules pleins, qui se résolvent en cellules s'éparpillant dans le blastocèle) et, en dernier lieu, de cellules expulsées du sillon médio-ventral pendant la fermeture de celui-ci.

Il s'en faut malheureusement de beaucoup encore que l'accord soit fait sur cette question du développement du mésoblaste des *Phoronis*, car il y a des différences inconciliables entre les résultats des dernières recherches, celles de MASTERMAN (00), IKEDA (01) et moi (04), quoique, à vrai dire, l'opposition soit surtout irréductible entre l'exposé de MASTERMAN, d'une part, et ceux d'IKEDA et de moi-même, d'autre part, attendu que je crois pouvoir ramener le désaccord existant entre IKEDA et moi à une différence dans la façon dont nous interprètons les mêmes images.

Dans ce qui suit, je me limiterai à décrire brièvement la formation du mésoblaste telle que je l'ai comprise (02, 04) et cette version a l'avantage d'avoir été confirmée par COWLES (04[1]), et, jusqu'à un certain point, par SHEARER (06), bien que nous différions sur le mode d'édification des cavités du corps.

METSCHNIKOFF a fait remonter l'apparition des premiers éléments mésoblastiques au moment de l'aplatissement de la blastula préalable à la gastrulation, tandis que FOETTINGER a pensé se trouver en présence de ces éléments dès un stade reculé de la segmentation. Plus nouvellement, SCHULTZ a décrit et figuré les premières cellules mésoblastiques dans le blastocèle d'une blastula encore arrondie.

CALDWELL, critiquant les observations de METSCHNIKOFF, a suggéré que cet auteur aurait pris pour des éléments mésodermiques les extrémités internes, saillantes dans le blastocèle, des cellules endodermiques, ou bien de petits corpuscules arrondis, qu'il suppose représenter des masses de vitellus en excès, destinées à être assimilées par les blastomères. Nouvellement, IKEDA a également observé ces sphérules, qu'il appelle «corpuscules plasmiques» (01, p. 516; fig. 25, Pl. 26), dans des blastulas déjà avancées. Il pense se trouver en présence des extrémités internes de quelques blastomères, détachées et tombées dans le blastocèle, où elles se résolveraient en fragments de plus en plus petits, jusqu'à disparition complète. En tout cas, dit l'auteur japonais, ces corpuscules, non nucléés, sont sans rapport avec le mésoblaste.

J'ai observé des éléments analogues dans des blastulas encore sphériques (fig. 20, Pl. 8), et la comparaison avec des stades plus jeunes (fig. 19) m'a conduit à considérer comme très possible que ces éléments représenteraient les globules polaires, peut-être fragmentés, qui auraient pénétré dans la cavité de segmentation. Les figures de FOETTINGER peuvent, me

semble-t-il, supporter la même hypothèse. Mais je dois pourtant dire que j'ai, tout comme IKEDA, vu des extrémités internes de blastomères pédiculées au point de paraître prêtes à tomber dans le blastocèle, et je ne prétends pas du tout, par l'hypothèse que les globules polaires pourraient bien se retrouver, dans certains cas, dans les corpuscules plasmiques, exclure l'exactitude de l'explication fournie par IKEDA. En tout cas, je me range absolument à l'opinion de CALDWELL et d'IKEDA, d'après laquelle on observe fréquemment dans le blastocèle, antérieurement à la gastrulation, des corpuscules n'ayant rien de commun avec le mésoblaste.

Le mésoblaste prend son origine dans des cellules isolées, qui sortent de l'endoblaste et tombent dans le blastocèle pendant la gastrulation. Le processus débute plus ou moins tôt; plus tôt, me semble-t-il, chez les espèces à blastocèle vaste que chez les espèces à blastocèle réduit. C'est ainsi que, sur la fig. 26, Pl. 8, représentant une blastula de *Ph. Mülleri* (in toto), chez laquelle la gastrulation ne s'annonce encore que par l'épaississement d'une partie de la paroi, représentant le futur endoblaste (en bas sur la figure), on voit déjà une cellule mésoblastique appliquée à la face profonde de cette partie de la paroi. Sur la fig. 35, coupe transversale d'un stade beaucoup plus avancé de la même espèce (stade de la fig. 27), on reconnaît plusieurs cellules mésoblastiques, formant un revêtement encore incomplet au feuillet externe de l'embryon.

Les fig. 22, 23 et 24, respectivement coupes frontale, sagittale médiane et verticale oblique dans des gastrulas peu avancées de *Ph. Sabatieri*, sont très démonstratives pour la formation du mésoblaste. Elles nous montrent des cellules, détachées de l'endoblaste — ou du mésendoderme, si l'on préfère — tombées dans le blastocèle, cavité fortement réduite par le processus de la gastrulation, à tel point qu'elle peut ne rester ouverte qu'en avant (fig. 23) et sur les côtés (fig. 22) du blastopore, l'émancipation de ces cellules n'ayant lieu que dans les parties de l'endoblaste confinant au blastocèle non oblitéré. Aussi la séparation des éléments mésoblastiques d'avec l'endoblaste est-elle particulièrement active en avant du blastopore et sur les côtés de cet orifice — là où plusieurs auteurs ont décrit les diverticules archentériques antérieurs. Mais je ne puis reconnaître en leur lieu que des endroits plus actifs dans la production des éléments mésoblastiques isolés, et je ne vois rien, ni dans le phénomène lui-même, ni dans les faits qui suivront, qui autorise à interpréter le processus comme représentant la formation de diverticules archentériques. Le mésoblaste des *Phoronis* prend naissance sous la forme d'un mésenchyme primaire.

En résumé, nous dirons que le mésoblaste des *Phoronis* a pour origine des cellules individualisées qui, dès le début de la gastrulation et jusqu'à la fin de celle-ci, se détachent de l'endoblaste primitif, particulièrement en avant et sur les côtés du blastopore — peut-être aussi en arrière de cet orifice, suivant le sillon médio-ventral [CALDWELL (85), IKEDA (01), SHEARER (06)] — et tombent dans le blastocèle, qui subsiste comme cavité du corps de l'embryon.

Les cellules mésoblastiques, dont la production est surtout active dans la région anté-

rieure de l'embryon, s'accumulent en grande majorité dans la portion préorale du blastocèle, la plus vaste de toutes, quand ce n'est pas la seule qui ne soit pas réduite à l'état de fente. D'une façon générale, toutes ces cellules se portent à la face profonde de l'ectoderme, et laissent l'endoderme tout à fait à nu, baigné directement par le blastocèle.

d. Fossette postérieure.

Il s'agit ici d'une invagination ectoblastique, observée pour la première fois par Caldwell (85), se produisant vers la fin de la gastrulation, à l'extrémité postérieure de l'embryon, un peu ventralement. Cette invagination, dont de nombreuses figures ont déjà été données, à différents moments de son évolution, tant par Caldwell (85), que par Ikeda (01), de Selys (02), Cowles (04[1]) et Shearer (06), s'applique sous l'extrémité postérieure de l'entéron et ne tarde pas à se bifurquer en deux branches, exactement comme le montre une figure de Caldwell reproduite par Korschelt et Heider (93, fig. 689 c, p. 1180). Caldwell a cru voir, dans les deux moitiés de l'invagination primitive, l'origine d'une paire de saccules cœlomiques postérieurs, dans lesquels il soupçonnait l'ébauche de la cavité du tronc de l'Actinotroque. Depuis lors, Ikeda (01) a montré que la fossette postérieure, avec ses deux branches, n'est pas autre chose que l'ébauche des néphridies, et cette observation a été pleinement confirmée par moi-même, par Cowles (04[1]) et par Shearer (06), et il est bien établi, aujourd'hui, que cette fossette postérieure donne les néphridies seulement, c'est-à-dire qu'elle n'intervient pas dans la formation du mésoblaste.

L'accord n'est pas fait sur la question de savoir si cette fossette correspond à l'extrémité postérieure du sillon blastoporique, ou bien si elle est tout à fait indépendante du blastopore.

e. Edification de la forme larvaire.

Les changements de la forme extérieure de l'embryon s'observent particulièrement bien chez *Ph. Mülleri*. Conséquence de la petitesse des œufs de cette espèce, la cavité de segmentation, large dès le stade blastula (fig. 26, Pl. 8), conserve une grande étendue aux stades ultérieurs: et cette circonstance, qui déjà avait permis à la gastrulation de se faire par invagination typique — alors que, chez les autres espèces, intervient une incurvation de la blastula discoïdale — me paraît faciliter, relativement aux embryons plus compacts, les modifications que la forme extérieure est appelée à subir.

Une fois la gastrulation achevée, et le blastopore réduit aux proportions d'un étroit orifice circulaire (fig. 28, Pl. 8), nous nous trouvons en présence d'un embryon ovoïde (fig. 27 et 28) un peu aplati, la face aplatie, disons la face ventrale, étant caractérisée par la présence du blastopore, qui occupe son centre. L'une des extrémités, un peu renflée, de l'ovoïde représente l'extrémité antérieure, ainsi que l'on peut s'en convaincre par l'étude des stades plus avancés.

La fig. 29 représente un stade auquel l'embryon, d'ovoïde qu'il était, est devenu piriforme, la grosse extrémité étant toujours antérieure. L'apparition d'une invagination ectodermique, reportant le reste du blastopore vers l'intérieur, et représentant un stomodéum, ébauche de l'œsophage, constitue un changement important. A ce stade, l'ectoderme permet de reconnaître d'autres modifications: il est épaissi au centre de l'hémisphère antérieur, donnant naissance à l'ébauche du ganglion larvaire; il s'est également épaissi dans la région postérieure, l'épaississement en cette région constituant, comme le montre la suite du développement, la première indication de la couronne ciliée post-orale, destinée à se subdiviser en lobes distincts, qui donneront les tentacules de l'Actinotroque.

Au stade suivant (fig. 30), nous voyons la face ventrale devenir concave, ce qui est dû au fait que la portion antérieure de l'embryon, ou lobe préoral, commence à surplomber la bouche, représentée par l'entrée du stomodéum; l'ébauche du ganglion nerveux s'est fortement épaissie, en même temps que s'est accusée la couronne ciliée post-orale, qui entoure obliquement — de haut en bas et d'avant en arrière — l'extrémité postérieure de l'embryon.

Ces modifications allant s'accentuant, nous en arrivons au stade représenté par les fig. 31 et 32, sur lesquelles nous voyons une jeune Actinotroque, à grand lobe préoral creusé en ombrelle ou en capuchon, dont le centre est occupé par le ganglion nerveux, et à couronne ciliée post-orale encore continue.

Quant aux changements internes qui accompagnent les modifications extérieures, ils intéressent le tube digestif et la cavité du corps, avec le mésoblaste qu'elle renferme.

A la fin de la gastrulation, chez l'embryon ovoïde (fig. 27), l'entéron est représenté par une ébauche en cul-de-sac, débouchant à l'extérieur par la partie restée ouverte du blastopore, au milieu de la face ventrale de l'embryon, tandis que son fond est appliqué contre l'ectoderme à l'extrémité postérieure de l'embryon.

Ultérieurement (fig. 29), la formation d'un stomodéum a pour effet de reporter la partie restée ouverte du blastopore dans la profondeur, mais cet orifice subsiste en tant que communication entre l'estomac et l'œsophage.

Un autre changement, dont le tube digestif est le siége, c'est la subdivision que subit l'entéron en une portion antérieure, de beaucoup la plus vaste, l'estomac, et une portion postérieure, l'intestin terminal. Il semble, en effet, bien établi qu'il n'y a pas de proctodéum chez les *Phoronis*. Quand une semblable formation a été décrite, il est probable qu'il y a eu confusion avec la fossette postérieure, ébauche, comme nous l'avons vu, des néphridies; et il faut avouer que cette confusion, sur des embryons très compacts, comme ceux de *Ph. Sabatieri*, est parfois facile à commettre (fig. 25, Pl. 8).

En ce qui concerne maintenant la cavité du corps, nous dirons que la cavité de segmentation ou blastocèle persiste comme telle, non seulement après la gastrulation, mais encore chez des stades beaucoup plus avancés; le mésoblaste, en effet, dérivé des cellules isolément détachées de l'endoblaste primitif, se présente sous la forme d'un mésenchyme très peu serré, exclusivement condensé à la face profonde de l'ectoblaste — ectoderme et œso-

phage — où il se transforme en éléments musculaires, tandis que la portion endodermique du tube digestif reste totalement dépourvue de revêtement mésodermique, et directement baignée par le blastocèle. C'est là un état de choses dont il est, encore une fois, particulièrement facile de s'assurer sur les embryons de *Ph. Mülleri*, et je me bornerai à renvoyer aux fig. 35 et 36, représentant, la première, une coupe transversale dans un stade correspondant à la fig. 27, la seconde, une coupe sagittale médiane d'une jeune larve pareille à celle de la fig. 31. La fig. 37, s'appliquant à une larve beaucoup plus avancée de la même espèce (*A. branchiata*), également en coupe sagittale, permet de reconnaître ce même fait essentiel de l'existence, chez cette larve, d'une seule cavité du corps, le blastocèle embryonnaire.

Les modifications qui viennent d'être décrites chez *Ph. Mülleri*, espèce à ponte libre et à œufs très petits, comme conduisant à l'édification de la forme larvaire, se produisent également chez les autres espèces, avec cette restriction qu'il y a des différences entraînées par le volume plus grand de l'œuf, dont la première conséquence est un moindre développement du blastocèle, d'où résultent des embryons moins dilatés, ou plus compacts, si l'on veut. Cette différence subsiste jusqu'à ce que les embryons s'échappent du lophophore où ils sont abrités. C'est ainsi que, sur la fig. 25, Pl. 8, coupe sagittale médiane dans un embryon non encore libéré de *Ph. Sabatieri*, nous voyons que le blastocèle est réduit à l'état de fente, si ce n'est dans le lobe préoral, où le plus grand nombre des éléments mésodermiques sont accumulés, y formant un mésenchyme relativement serré, et à la face ventrale, sous l'estomac, où quelques cellules mésodermiques sont également accumulées. Une fois que les larves ont mené pendant quelque temps la vie pélagique, leur blastocèle s'est rouvert, et la différence qui vient d'être signalée, relativement au développement de cette cavité, n'est plus aussi accusée, ainsi que le montre la fig. 1, Pl. 10, également empruntée à *Ph. Sabatieri*.

Au moment où les jeunes larves quittent le lophophore qui les abritait, elles peuvent, suivant les espèces, avoir leur anneau cilié post-oral encore continu [*Ph. Sabatieri* (fig. 1, Pl. 11)], ou bien déjà divisé en tentacules: 2 paires chez *Ph. hippocrepia*, *Ph. Kowalevskyi* (fig. 18, Pl. 11) et *Ph. Ijimai*; 3 paires chez *Ph. Buskii* [MASTERMAN (00)]; 4 paires chez *Ph. australis* [IKEDA (02)].

3. Développement postembryonnaire.

J'ai donné récemment une étude (04) dans laquelle cette question a été l'objet d'un exposé étendu, ce qui me dispensera d'entrer ici dans une description détaillée, d'autant plus inutile que je ne puis que maintenir les résultats auxquels je suis arrivé. Je laisserai le plus possible de côté la discussion des données antérieures, en partie contradictoires avec les miennes, cette discussion ne pouvant être que fort longue, et je ne pense pas pouvoir mieux faire que de renvoyer le lecteur aux derniers mémoires parus, ceux d'IKEDA (01), DE SELYS (04) et SHEARER (06).

a. Modifications de la forme extérieure.

Dans une précédente occasion (03), j'ai publié une série de figures représentant les stades successifs que traverse, pendant sa vie libre et pélagique, *Actinotrocha branchiata* — larve de *Ph. Mülleri* — et ces figures permettent de se rendre compte combien est grand l'accroissement subi par cette larve, nettement pélagique. fort dilatée et transparente. On trouvera, dans les fig. 1 à 8, Pl. 11, la série des stades par lesquels passe *A. Sabatieri*, espèce abondante dans les étangs salés de Thau (Cette), Fusaro et Lucrino (Naples) et Faro (Messine). Ces figures montrent qu'il s'agit ici d'une espèce opaque parce que compacte, bien moins adaptée à la vie pélagique que ne l'est *A. branchiata*; et l'on constatera que l'accroissement subi par *A. Sabatieri* est très peu considérable relativement à celui qui se produit chez *A. branchiata*. On peut très bien admettre, avec Masterman (02), qu'*A. Sabatieri* est une forme à développement condensé, ce qui est en harmonie avec son habitat dans des lieux confinés. Pourtant, cette condensation du développement n'amène la suppression d'aucun phénomène important: elle n'a pas d'autres effets qu'un accroissement moindre et une moindre différenciation des organes; aussi vaudrait-il mieux parler d'accélération. plutôt que de condensation du développement.

Si nous suivons d'abord les changements de la forme extérieure d'*A. Sabatieri*, nous constaterons que la jeune larve, au moment où elle quitte le lophophore du géniteur (fig. 1, Pl. 11), présente un cercle ciliaire encore continu, la portion du corps qui s'étend en arrière de ce cercle. papille anale ou ébauche du tronc, étant encore très peu développée et à peine saillante [bien moins que chez les embryons de *Ph. Kowalevskyi*, au moment où ils quittent le lophophore de l'adulte (fig. 18, Pl. 11)]. Un peu plus tard, sans qu'il y ait encore eu d'accroissement notable (fig. 2), nous nous trouvons en présence d'une jeune larve portant deux paires de tentacules, ceux-ci se formant, comme on l'a reconnu depuis longtemps, par suite d'un festonnement de la couronne ciliaire primitivement indivise, la première paire à se former étant la paire ventrale, et les nouvelles paires s'ajoutant successivement dorsalement — en même temps qu'en avant, par suite de l'obliquité de l'ébauche commune des tentacules Sur cette larve de la fig. 2, Pl. 11, nous constatons que le tronc s'est beaucoup accru, différence bien plus accusée encore chez la larve, notablement plus grande, à laquelle se rapporte la fig. 3, bien qu'elle ne possède encore que 4 tentacules non plus. Sur la larve de la fig. 4, qui porte déjà 8 tentacules, de nouveaux changements perceptibles à l'extérieur se sont produits: entourant l'anus, à l'extrémité distale du tronc, est apparue la couronne ciliée périanale, l'une des structures caractéristiques de l'Actinotroque et son principal organe locomoteur, tandis que, à la face ventrale du tronc se voit une invagination ectodermique, ébauche du tronc de l'adulte (ou métasome), appelée à prendre, préalablement à la métamorphose, un très grand développement. La fig. 5, Pl. 11, nous montre une larve, également à 8 tentacules, vue par la face ventrale. tandis que la fig. 6 représente une larve

à 10 tentacules, vue par la face dorsale. Sur l'une comme sur l'autre, on constate un simple accroissement des parties préexistantes, notamment du métasome. Sur la fig. 7, enfin, nous voyons, de profil, une larve portant 12 tentacules (ceux de droite seuls représentés), ce qui est le nombre maximum atteint par *A. Sabatieri*; aussi la larve que nous avons sous les yeux a-t-elle achevé sa croissance; il ne lui reste plus, pour être prête à la métamorphose, qu'à laisser le métasome atteindre tout son développement, et à produire, à la base de chacun de ses tentacules, les bourgeons des tentacules de l'adulte, tels qu'on les voit sur la fig. 8, Pl. 11. [Chez *A. branchiata*, l'ébauche du lophophore de l'adulte est formée de deux moitiés symétriques, apparaissant aux flancs de la larve; de nouveaux bourgeons tentaculaires définitifs, ne correspondant pas aux tentacules larvaires, et plus serrés qu'eux, s'intercalent ventralement.]

Ces modifications de la forme extérieure sont accompagnées de profonds changements dans l'organisation interne, dont on ne peut faire l'analyse que sur les coupes microscopiques. Les fig. 1 à 5, Pl. 10, représentant des coupes sagittales médianes dans cinq stades successifs, sont très instructives au sujet de ces changements internes subis par la larve au cours de sa vie libre.

b. Cavités du corps.

Les transformations les plus importantes sont celles que subit la cavité du corps. Jetant un coup d'œil en avant, nous dirons que la cavité du corps laisse reconnaître, chez l'Actinotroque, une subdivision principale [au sujet de laquelle l'accord est fait entre les auteurs, Roule (00²) seul excepté]: c'est la subdivision assurée par un septum oblique, inséré suivant la base des tentacules, mais en arrière de ceux-ci [Caldwell (82)]. Ce septum forme la limite antérieure d'une grande cavité logée dans le tronc, qui n'est autre chose qu'un sac cœlomique avec mésentère ventral ou sous-intestinal; tandis qu'il forme la limite postérieure d'une autre grande cavité, commune à toute la région prétentaculaire [disposition au sujet de laquelle l'accord existe entre Caldwell (82), Ikeda (01), Goodrich (03), Cowles (04), Schepotieff (06) et moi (02, 04), contre Masterman (97) et Menon (02)]. Cette cavité préseptale est, non pas cœlomique, mais hæmocélique, état de choses surabondamment démontré par la découverte d'Ikeda, qu'il apparaît, peu avant la métamorphose, un cœlome lophophoral, sous la forme d'une cavité tubulaire appliquée à la face antérieure du septum, tout le long de son insertion pariétale, et se prolongeant dans les bourgeons des tentacules définitifs; tandis que la grande cavité préseptale est en communication ouverte avec les espaces vasculaires et renferme les globules sanguins, ce qui explique qu'elle puisse se transformer, après la métamorphose, en le vaisseau lophophoral [Ikeda (01)]. Enfin, l'hæmocèle préseptal est, à son tour, subdivisé par un septum incomplet [complet d'après Masterman (97) et Menon (02)], qui rattache la paroi dorsale de l'œsophage à la face profonde du ganglion nerveux.

Comment se forment le sac cœlomique du tronc et le cœlome lophophoral, et que représente la cavité hæmocélique préseptale? Ce sont là des questions auxquelles il a été plus souvent répondu par des conjectures que par des observations positives. Ainsi,

pour Caldwell (85) et Masterman (00), qui ont admis la formation d'une paire de diverticules archentériques postérieurs, l'origine du cœlome du tronc se trouve tout naturellement dans cette paire de saccules. Mais ces diverticules postérieurs — ectoblastiques — sont, en fait, les ébauches des néphridies, et n'ont rien à voir dans la formation du mésoblaste, ni, par conséquent, des cavités du corps. Ce fait, Ikeda (01) l'a établi, mais l'auteur japonais ne nous donne aucun renseignement positif sur l'origine de la cavité du tronc, pas plus que sur le mode de formation du septum qui établit la limite antérieure de cette cavité. Moi-même, tout en soupçonnant que le «posterior pit» de Caldwell (85) devait intervenir dans la formation des néphridies, j'ai supposé, autrefois (02), faute d'observations sur les stades post-embryonnaires, que la cavité cœlomique du tronc pourrait prendre son origine dans cette invagination ectoblastique; et, plus nouvellement, Cowles (04[1], p. 34) a émis l'hypothèse que la cavité du tronc serait d'origine lacunaire, son revêtement cellulaire provenant peut-être d'éléments fournis par les diverticules néphridiens. En réalité, les seules observations positives sur cette question de l'origine de la cavité cœlomique du tronc sont toutes récentes: ce sont celles que j'ai publiées moi-même (04) et celles de Shearer (06), malheureusement en désaccord avec les miennes. Mes observations, à l'exactitude desquelles je persiste à croire, peuvent se résumer ainsi: la cavité du tronc de l'Actinotroque résulte de l'édification, aux dépens des éléments libres du mésenchyme primaire de l'embryon, d'un vaste sac cœlomique — chevauchant sur le tube digestif, d'où formation d'un mésentère sous-intestinal — ce qui revient à dire que la cavité cœlomique du tronc n'est, en fait, qu'une partie différenciée de la cavité blastocélique primitivement indivise. Je ne me dissimule nullement que ce processus soit absolument antithéorique, et suis tout disposé à le considérer comme très cénogénétique; mais le fait est, d'après moi, que, même chez des Actinotroques déjà fort avancées dans leur développement, le septum, ou cloison antérieure libre du sac cœlomique du tronc, est encore incomplet, d'où résulte la libre communication entre la cavité postérieure au septum et celle qui lui est antérieure.

Quant à la grande cavité préseptale, que j'ai qualifiée d'hæmocélique — tout en justifiant d'avance cette qualification — elle n'est, d'après moi (02, 04), positivement [et, me semble-t-il, implicitement d'après Ikeda (01)], rien d'autre que le blastocèle embryonnaire persistant, blastocèle dans lequel se trouvent des formations mésenchymatiques représentées principalement par une couche musculaire épithélioïde, qui tapisse la face profonde de l'ectoderme, surtout dans le lobe préoral, très contractile, et constitue en outre une couche musculaire relativement puissante autour de l'œsophage. A mon sens, le septum incomplet, tendu entre l'œsophage et le ganglion nerveux, n'est rien de plus qu'une formation mésenchymatique secondaire, consistant en une cloison musculo-membraneuse, et je ne saurais lui attribuer la même valeur morphologique qu'au septum post-tentaculaire, séparant le cœlome du tronc de l'hæmocèle antérieur.

Il faut pourtant remarquer que, pour Masterman (97), qui considère le septum antérieur comme complet [en quoi il a été confirmé par Menon (02)], ce septum représente la paroi

postérieure d'un saccule cœlomique préoral, autrement dit la limite entre le segment préoral et le segment collaire. Cowles (04[1]), bien qu'il ait reconnu que le septum antérieur est incomplet chez l'Actinotroque, n'en considère pas moins cette formation comme primitive, en ce sens que, chez l'embryon, il décrit (p. 31) les éléments mésodermiques comme se disposant (secondairement pourtant!) dans le lobe préoral, en un sac bien défini, qui donne le revêtement mésodermique du lobe préoral et le septum antérieur, complet en ce moment. A vrai dire, Cowles ne nous renseigne pas sur la façon dont la cavité préorale, en ce moment close de toutes parts, se mettrait en communication avec la cavité «collaire», à laquelle il ne reconnaît qu'un revêtement somatique (nous sommes là bien d'accord), dérivé des cellules mésodermiques isolément issues des lèvres latérales du blastopore. Cowles (04[1]) dont la communication est de nature préliminaire, ne nous dit pas s'il voit dans la cavité préorale le vestige d'un sac cœlomique; et c'est regrettable, le processus, tel qu'il le décrit, paraissant représenter la formation d'un schizocèle préoral, dont l'existence, quand bien même temporaire, serait intéressante à démontrer. Tout ce que je puis dire au sujet de l'observation de Cowles, encore inédite au moment où j'ai déposé mon dernier mémoire (04), c'est que j'ai souvent observé des figures analogues à celle qu'il publie (04[1], fig. 1), sans pourtant avoir jamais reconnu dans le lobe préoral autre chose qu'une accumulation particulièrement grande des éléments mésodermiques, dont le plus grand nombre s'appliquent en effet à la face profonde de l'ectoderme. Je ne crois pas devoir entrer dans une discussion approfondie à ce sujet, mais il ne m'en fallait pas moins signaler que la version que j'ai donnée, et que je tiens encore pour bonne, n'est pas celle de tous.

Tout récemment, Shearer (06) a également observé des indications du saccule mésodermique préoral, dont il dit pourtant: «I do not think that this structure is a true sac, in many larvæ it is very imperfect, being represented by a few scattered cells. It cannot for a moment be compared to the sac that later gives rise to the large trunk cœlom» (p. 495). Plus loin, Shearer discute la signification de ce rudiment de saccule, et se déclare »inclined to consider it with Selys Longchamps as a true hæmocœl» (p. 506).

Ceci m'amène à mentionner que, d'après Shearer (06), la cavité cœlomique du tronc de l'Actinotroque est close dès son apparition, et prend son origine au sein d'une masse de cellules, de provenance indéterminée, siégeant à la face dorsale du rectum (p. 500). Je maintiens, quant à moi, l'assertion que, même chez des Actinotroques déjà fort avancées, à ébauche métasomique invaginée, le septum post-tentaculaire est encore incomplet, c'est-à-dire que la cavité cœlomique du tronc est en communication ouverte avec la cavité hæmocélique préseptale . . . Mais j'estime que je n'ai pas à chercher à trancher ce débat, dans lequel je suis personnellement engagé, et me bornerai à émettre le vœu que cette question de la formation de la cavité cœlomique du tronc de l'Actinotroque soit reprise nouvellement. Je puis ajouter que c'est à Helgoland, sur *A. branchiata* (juillet-août), que cette étude a le plus de chances d'arriver à un résultat décisif.

Reste l'origine du cœlome lophophoral. Ikeda (01), auquel revient le mérite d'avoir découvert cette cavité (adult collar cavity), ne nous donne guère de renseignements sur son

mode de formation, mais on peut conclure de son exposé (p. 572) qu'il a vu cette cavité prendre naissance, à la façon d'un schizocèle, dans une masse de cellules mésodermiques primitivement pleine, disposée en avant de l'insertion pariétale du septum, la cavité se développant à la face ventrale d'abord, pour gagner ensuite dorsalement.

Goodrich (03) ne devait pas tarder à confirmer la découverte d'Ikeda, et lui aussi se prononce en faveur de l'origine schizocélienne de la cavité lophophorale (p. 111). Cowles (04^1), de son côté, décrit cette cavité comme faisant son apparition entre le revêtement mésodermique de la «cavité collaire» et l'ectoderme, version légèrement différente de celle des deux auteurs précédents, puisqu'elle revient à attribuer une origine blastocélienne à cette cavité cœlomique. Quant à la relation que j'ai donnée (04) de l'origine du cœlome lophophoral, elle cadre très bien avec celles d'Ikeda et de Goodrich, attendu que, d'après moi aussi, ce cœlome est un schizocèle, prenant son origine au sein d'une masse pleine de cellules mésenchymatiques, accumulées immédiatement en arrière de la base des tentacules définitifs, la cavité se développant ventro-dorsalement, chez *A. Sabatieri*, du moins, la seule espèce chez laquelle j'aie pu suivre ce processus.

Chez *A. branchiata*, Schultz (03^2) a décrit le cœlome lophophoral comme procédant, tant dans l'ontogenèse normale que dans la régénération, d'une paire de diverticules du cœlome du tronc, produits de part et d'autre de la ligne médio-ventrale. Mais les fig. 18 et 19, Pl. 33, que l'auteur donne à l'appui de son exposé, ne me paraissent pas suffisantes pour établir cette origine, et je crois pouvoir maintenir l'opinion d'après laquelle le cœlome lophophoral est un schizocèle indépendant du cœlome du tronc. Il est juste de dire, pourtant, que Shearer (06) vient de se prononcer (p. 504) en faveur de la version fournie par Schultz, de sorte que l'origine du cœlome lophophoral est une question non résolue. Où je suis très disposé à admettre que Schultz (03^2) ait raison, c'est quand il attribue au cœlome lophophoral, chez *A. branchiata*, une origine bilatérale, particularité en rapport avec l'origine également bilatérale des tentacules définitifs chez cette espèce. La formation du cœlome lophophoral et l'apparition des ébauches tentaculaires de l'adulte, dans lesquelles se prolonge ce cœlome, sont, en effet, des phénomènes concomitants, et il est très probable que, chez *A. branchiata*, dont les premiers tentacules définitifs apparaissent aux faces latérales, le cœlome lophophoral a également une origine paire, ses deux moitiés se réunissant secondairement ventralement, en même temps qu'elles gagnent de plus en plus dorsalement. Il est à peu près certain que, chez *Actinotrocha Wilsoni B.*, chez laquelle l'ébauche lophophorale est également bilatérale (fig. 1, Pl. 12), le cœlome lophophoral dérive d'une paire de saccules schizocéliens.

c. Système circulatoire.

La question de l'édification de l'appareil vasculaire, inséparable des modifications subies par les cavités du corps, a déjà fait l'objet de très nombreuses recherches, dont je ne donnerai pas ici l'analyse détaillée, attendu que j'ai déjà fourni ailleurs (04) une discussion des différentes

versions publiées de ce processus. Je me limiterai à résumer ici l'exposé très étendu que j'ai récemment donné de cette question.

Une fois le sac cœlomique du tronc complètement développé, ce sac, dans sa partie postérieure, entoure tout le tube digestif, lui formant un mésentère ventral, tandis que, dans sa partie antérieure, il ne recouvre que la partie dorsale de l'estomac, les faces latérales et ventrale de celui-ci étant directement baignées par l'hæmocèle préseptal. Cet hæmocèle se continue directement dans l'espace de même valeur qui, sous la forme d'une fente d'abord virtuelle, est interposé entre le tube digestif et le sac cœlomique qui le recouvre. Cette continuité se fait tout le long de l'insertion viscérale du septum, suivant laquelle celui-ci se réfléchit dans la splanchnopleure du tronc.

Il se différencie maintenant, préalablement à la métamorphose, deux vaisseaux longitudinaux, l'un et l'autre à la face dorsale de l'estomac, conformément à l'ancienne observation de Schneider (62), confirmée nouvellement, par moi d'abord (03, 04), et par Schepotieff (06) ensuite. Cette différenciation consiste simplement en ce que l'espace sous-splanchnopleural, d'abord réduit à une fente virtuelle, se rouvre: suivant la ligne médio-dorsale de l'estomac, d'une part, et suivant une ligne parallèle à la première, située à la face latéro-dorsale gauche de l'estomac, d'autre part. En avant, ces deux ébauches vasculaires débouchent largement dans la cavité hæmocélique préseptale, tandis qu'en arrière elles se perdent dans le sinus péristomacal, d'où partent quelques diverticules en cul-de-sac, ébauches des capillaires en cœcum de l'adulte. Si j'ajoute que, dès le moment où le cœlome lophophoral s'étend dans les bourgeons tentaculaires définitifs, on observe dans chacun de ceux-ci un petit espace rétro-péritonéal, en communication ouverte avec l'hæmocèle, j'aurai énuméré toutes les ébauches vasculaires que je reconnais chez la larve; ce sont: les vaisseaux longitudinaux, médian et latéral (gauche), débouchant, en arrière, dans le sinus péristomacal, lieu d'origine des capillaires cœcaux, et, en avant, dans l'hæmocèle préseptal, dans lequel viennent aussi s'ouvrir largement les vaisseaux tentaculaires. L'appareil circulatoire est ébauché tout entier, car Ikeda (01) a montré que le vaisseau lophophoral, s'il n'existe pas encore comme tel, procède de l'hæmocèle préseptal, dans lequel débouchent dès maintenant les vaisseaux préformés.

Soit dit dès à présent que la plupart des auteurs ont assigné au vaisseau latéral de l'adulte une origine médio-ventrale, chez la larve; mais je n'ai jamais reconnu l'ébauche de ce vaisseau suivant la ligne médio-ventrale de l'estomac; loin de là, comme je l'ai décrit, j'ai vu ce vaisseau apparaître latéralement, à la face dorsale de l'estomac, et je crois que cette observation ne peut que s'étendre à bien d'autres espèces que celles que j'ai étudiées.

Un point mal éclairci de la formation des vaisseaux sanguins, c'est le mode d'origine de l'endothélium vasculaire. Les seules observations à ce sujet sont celles que j'ai publiées (04), et je ne suis arrivé qu'à la conclusion qu'il est très probable que les cellules endothéliales sont mésodermiques, sans pouvoir décider si elles dérivent de la splanchnopleure ou de cellules mésenchymatiques provenant de l'hæmocèle préseptal.

Une question encore, connexe du développement des vaisseaux, c'est l'origine des

globules rouges du sang, qui, comme on le sait depuis longtemps, apparaissent chez la larve préalablement à la métamorphose. Sur les détails de cette question aussi, les observateurs [Ikeda (01), de Selys (04), Cowles (04[2])] sont en désaccord. Mais le fait acquis, c'est que les globules rouges se développent librement dans l'hæmocèle préseptal, aux dépens de cellules mésodermiques. En des endroits déterminés, variant avec les espèces, les cellules du mésenchyme se multiplient activement au contact de la paroi du corps, et se transforment en hématies, soit sur place, soit au contact de la paroi de l'estomac, formant des amas compacts localisés, qui ne se résolvent qu'au moment de la métamorphose. Nous verrons, à propos de la structure de l'Actinotroque, quels sont le nombre et la situation de ces amas globulaires sanguins chez différentes espèces.

d. Néphridies.

Les observations d'Ikeda (01), confirmées par Cowles (04[1]), de Selys (04) et Shearer (06), ont établi que l'ébauche commune aux deux néphridies siége dans l'invagination ectoblastique découverte par Caldwell (85), et désignée par cet auteur sous le nom de «posterior pit». Cette invagination, d'abord médiane et impaire, fait son apparition aussitôt après que la partie postérieure du blastopore s'est fermée, et se loge sous l'extrémité postérieure du tube digestif. Elle ne tarde pas à se bifurquer en deux branches, représentant les canaux urinaires, qui débouchent primitivement en un même point médian, immédiatement sous l'anus, disposition reconnaissable chez la jeune *A. branchiata* représentée fig. 33 et 34, Pl. 8. Le développement de la papille anale, ébauche du tronc de la larve, a pour effet d'éloigner de plus en plus les néphridies de cette papille, en même temps que l'apparition de l'ébauche métasomique, précisément entre les deux néphridies, les écarte de plus en plus l'une de l'autre.

Les néphridies, de par leur origine, sont des culs-de-sac ectoblastiques, qui, par leur extrémité aveugle, plongent dans le blastocèle embryonnaire. Lorsque se développe la cavité cœlomique du tronc, le septum s'édifie en arrière des néphridies, qui restent donc rétropéritonéales, leur extrémité interne baignant dans l'hœmocèle préseptal. D'après Caldwell (82), Ikeda (01) Goodrich (03), de Selys (02, 04) et Schepotieff (06), leur extrémité interne est toujours aveugle, tandis que Masterman (97) et Menon (02) y ont décrit des ouvertures béantes dans la cavité préseptale («collaire»), qu'ils considéraient comme cœlomique, opinion qui n'est plus soutenable aujourd'hui.

Sur l'extrémité interne des néphridies se développent des cellules excrétrices spéciales, que Goodrich (03) désigne sous le nom de solénocytes. L'origine de ces cellules a fait l'objet de plusieurs hypothèses: Ikeda (01) a cru pouvoir les dériver du mésoderme, tandis que nous avons pensé, Goodrich (03), Cowles (04[1]) et moi (04), que leur origine est la même que celle des canaux excréteurs, autrement dit qu'elles dérivent de l'ectoblaste. C'est ce qui paraît bien avoir été établi, tout nouvellement, par les recherches de Shearer (06).

e. Tube digestif.

On a vu que, dès la fin du développement embryonnaire, la jeune Actinotroque présente un tube digestif constitué de trois parties: un œsophage ectodermique, un estomac et un intestin terminal, l'un et l'autre d'origine endodermique — étant donné qu'il ne se forme pas de proctodéum. Au cours de la vie libre de la larve, ces différentes parties du tube digestif subissent quelques modifications. En ce qui concerne l'estomac, il se développe à son extrémité antérieure un diverticule ventral, qui s'applique sous l'œsophage (fig. 3 à 5, Pl. 10). Chez *A. Sabatieri*, ce diverticule stomacal reste indivis (il en est ainsi chez la majorité des espèces), tandis que chez *A. branchiata*, il produit deux expansions latérales qui se logent à droite et à gauche de l'œsophage (fig. 39, Pl. 8, et fig. 14, Pl. 9). Chez la plupart des espèces le diverticule stomacal sous-œsophagien, ou, le cas échéant, ses expansions latérales, subit une vacuolisation plus ou moins prononcée. Quant à l'intestin terminal, il s'allonge plus rapidement que le tronc de la larve, et décrit bientôt une courbure, puis, vers la fin de la vie libre de l'animal, des circonvolutions assez prononcées. Tandis qu'il est, dans la plus grande partie de son étendue, d'un calibre très restreint, il se développe, sur son trajet, une dilatation bien marquée, dans laquelle on voit tournoyer, sur le vivant, les matières alimentaires tout comme dans l'estomac lui-même.

f. Métasome.

On sait depuis longtemps que le corps de la *Phoronis* se développe à l'état d'invagination dans l'intérieur de la larve. Appliquant ici la terminologie de Hatschek, je désignerai cette invagination sous le nom de métasome.

L'ébauche métasomique fait son apparition sous la forme d'un épaississement ectodermique discoïdal, qui se produit à la face ventrale, immédiatement en arrière des tentacules, entre les orifices externes des néphridies, lorsque la papille anale ou tronc de la larve a déjà pris un certain accroissement. A ce stade, surtout chez les espèces peu transparentes, cet épaississement n'est guère reconnaissable qu'en coupe, et la fig. 2, Pl. 10, nous le montre très nettement dans ces conditions. Chez *A. Sabatieri*, à laquelle cette figure est empruntée, l'ébauche métasomique se différencie dès le stade à 3 paires de tentacules, tandis que, chez *A. branchiata*, on l'observe pour la première fois chez des larves à 6 paires de tentacules. Dès son apparition, la face profonde de cet épaississement ectodermique devient un centre d'activité des cellules mésodermiques, d'abord peu nombreuses, qui se trouvent en cette région, et les modifications que subit la cavité de la larve, c'est-à-dire la transformation de sa partie postérieure en un sac cœlomique, me paraissent trouver leur impulsion première dans l'apparition de l'ébauche métasomique, à laquelle il faut une somatopleure vraie pour l'élaboration de ses couches musculaires puissantes.

L'épaississement métasomique ne tarde pas à s'invaginer, et la dépression ectodermique qui en résulte reste tout d'abord médiane, tout en se portant en arrière (fig. 3, Pl. 10). Gagnant en profondeur, elle ne tarde pas à rencontrer le tube digestif, ce qui amène sa déviation vers le côté gauche de la larve. A mesure que se développe la poche métasomique, sa paroi va s'épaississant, l'ectoderme subissant les modifications histologiques qu'il accusera dans le tronc de l'adulte, tandis que son revêtement mésodermique donne naissance aux couches musculaires caractéristiques de la paroi du corps de la *Phoronis*. Vers la fin de la vie libre de l'Actinotroque, le métasome remplit de ses circonvolutions toute la cavité du tronc larvaire, comprimant et déviant fortement le tube digestif vers la droite, attendu que c'est dans la moitié gauche que se logent la plus grande partie des circonvolutions métasomiques (fig. 6, Pl. 9). La différenciation histologique à laquelle parvient le métasome préalablement à la métamorphose est très grande chez *A. branchiata*, où l'on peut distinguer les différents faisceaux musculaires longitudinaux et jusqu'au nerf latéral, logé dans la profondeur de l'ectoderme (fig. 6, Pl. 9); tandis que chez *A. Sabatieri* cette différenciation est poussée beaucoup moins loin, fait en rapport avec la brièveté relative de la vie libre de cette espèce.

4. Structure de l'Actinotroque.

a. Caractères extérieurs.

Les dimensions, tant absolues que relatives, varient considérablement d'une espèce à l'autre, la longueur totale étant souvent inférieure à 1 mm (*A. pallida*, *A. Sabatieri*, etc.), tandis qu'elle peut atteindre 4 à 5 mm (*A. Ikedai D*). D'autres espèces (*A. branchiata*, etc.) ont une longueur intermédiaire entre ces deux extrêmes, et mesurent 2 mm de long environ.

Quant aux dimensions relatives de l'Actinotroque, non seulement elles varient beaucoup avec les espèces, mais elles sont en outre sujettes à de grandes différences, chez un même individu, suivant qu'il se trouve à l'état d'extension ou de contraction; certaines espèces sont, en effet, susceptibles d'un raccourcissement très grand, qui s'accompagne nécessairement d'un gonflement sensible. Toutefois, sur les larves non contractées, la longueur l'emporte toujours de beaucoup sur l'épaisseur. Celle-ci étant 1, la longueur peut être 2, 3, 4 ou 5. De toutes les espèces connues, la plus grêle est *A. Ikedai D*, tandis que la plus épaisse est *A. Menoni X* (fig. 8, Pl. 12).

Extérieurement, les particularités les plus saillantes de l'organisation de l'Actinotroque sont l'existence: d'un vaste capuchon céphalique, creusé en ombrelle, à la face inférieure duquel siége la bouche; d'un cercle de tentacules entourant le corps, obliquement de haut en bas et d'avant en arrière; et d'un anneau cilié occupant l'extrémité postérieure du corps.

Le capuchon céphalique, ou lobe préoral [Caldwell (82)], que Masterman (97) appelle aussi protomère, présente un développement variable suivant les espèces, mais sa largeur l'emporte toujours sur celle du corps lui-même. Chez *A. Menoni* X, la largeur du capuchon céphalique est à peine inférieure à la longueur totale de la larve (fig. 8, Pl. 12), mais il faut dire que, chez cette espèce, les dimensions de ce capuchon sont tout à fait exceptionnelles. La face inférieure, concave, du lobe préoral constitue en quelque sorte un large vestibule buccal. A l'état de repos, le capuchon est rabattu contre la face ventrale de la région post-buccale, son bord libre correspondant à la ligne d'insertion des tentacules; mais le capuchon peut être fortement relevé, au point de se trouver dans le prolongement de l'axe principal du corps. Les larves conservées ont presque toujours le lobe préoral ainsi relevé, et parfois même retourné en arrière, ce qui les défigure absolument [cf. fig. 2, Pl. V, de Schepotieff (06)].

Suivant le bord libre du lobe préoral, l'ectoderme est épaissi et plus fortement cilié que dans le reste de son étendue. En son centre se trouve, face dorsale, un renflement localisé, le ganglion nerveux central. En avant du ganglion, également sur la ligne médio-dorsale du lobe préoral, se voit, mais chez quelques espèces seulement (*A. branchiata*, etc.), une autre différenciation épidermique, sorte de protubérance sensorielle, qui apparaît fort tard dans la vie larvaire, l'organe apical (fig. 31, Pl. 11).

Au lobe préoral fait suite une région que Masterman (97) a désignée sous le nom de «collar» ou mésomère, et à laquelle, comme en de précédentes occasions, j'appliquerai la qualification de région collaire, sans vouloir par là impliquer aucune homologie avec la région de même nom des «Hémichordés» (Entéropneustes, *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*). Cette région collaire, ayant sa limite postérieure marquée par le cercle tentaculaire, qui dépend encore d'elle, se trouve, par le fait même, avoir une extension beaucoup plus grande ventralement que dorsalement. Sa forme est un peu celle d'un cône très obliquement tronqué suivant sa grande base, qui correspond au cercle tentaculaire, tandis que son sommet est occupé par la bouche, au dessus et sur les côtés de laquelle il se continue avec le capuchon céphalique.

Quand le lobe préoral est rabattu en avant, ce qui, je l'ai dit, est sa position habituelle sur le vivant, sa face inférieure, concave, s'applique contre la face ventrale de la région collaire, la recouvrant complètement. L'espace qui subsiste entre ces deux parties du corps débouche à l'extérieur par une fente étroite, correspondant à la fois au bord libre du capuchon céphalique et à la base des tentacules, tandis que, dans la profondeur, cet espace conduit à la bouche.

Les tentacules, dépendances de la région collaire, forment, comme on sait, un cercle entourant obliquement le corps de la larve, l'insertion des tentacules étant d'autant plus postérieure que l'on considère des tentacules plus ventraux. Les tentacules ventraux sont les plus longs, et la longueur de ces appendices diminue régulièrement à mesure que l'on se rapproche de la face dorsale, à tel point que les tentacules dorsaux ne sont généralement représentés que par de petits bourgeons à peine saillants. Ce fait est en rapport avec l'ordre d'apparition

des tentacules, qui se différencient, aux dépens du cercle ciliaire post-oral d'abord indivis, ventro-dorsalement, c'est-à-dire que les nouveaux tentacules apparaissent par paires, dorsalement par rapport aux premiers tentacules formés. Il n'y a pas de tentacule médian, ni ventralement ni dorsalement.

Les dimensions, tant relatives qu'absolues, des tentacules varient considérablement d'une espèce à l'autre, et le nombre de ces appendices — tant le nombre maximum atteint que le nombre réalisé à certains moments précis du développement post-embryonnaire — est également soumis à de grandes variations spécifiques. *A. Sabatieri* ne possède pas plus de 12 tentacules larvaires, tandis qu'on en compte 30 environ chez *A. branchiata*, une quarantaine environ chez *A. Brownei* (fig. 31, Pl. 11), jusqu'à une cinquantaine chez *A. Ikedai D* et au moins autant chez *A. Menoni X* (fig. 8, Pl. 12), d'autres nombres étant caractéristiques d'autres espèces.

Les Actinotroques prêtes à la métamorphose portent non seulement leurs tentacules larvaires, mais encore les ébauches plus ou moins développées des tentacules de l'adulte. Ceux-ci apparaissent en arrière des tentacules larvaires, tantôt comme de simples épaississements de leur base même, auquel cas ils leur correspondent exactement, tantôt, au contraire, comme des bourgeons indépendants, ne correspondant qu'imparfaitement ou seulement en partie aux tentacules larvaires.

Chez *A. Sabatieri*, les tentacules définitifs se différencient sur la base même des tentacules larvaires, et ce cas est peut-être le plus fréquent, les bourgeons tentaculaires définitifs apparaissant dans le même ordre que les tentacules larvaires, c'est-à-dire par paires et ventro-dorsalement. Chez *A. branchiata*, et il en est de même chez *A. Wilsoni B* (fig. 1, Pl. 12), les premiers bourgeons des tentacules définitifs apparaissent bilatéralement, en deux séries indépendantes, aux faces latérales de la larve, et de nouveaux bourgeons se forment successivement aux deux extrémités des deux séries, c'est-à-dire qu'il s'en intercale ventralement en même temps qu'il s'en ajoute dorsalement. Et, tandis que les premiers bourgeons apparus, bien que tout à fait indépendants des tentacules larvaires, leur correspondent pourtant exactement, les tentacules définitifs dont les ébauches s'intercalent ventralement sont plus serrés que les tentacules larvaires et insérés beaucoup plus loin en arrière de leur base. Les fig. 8 à 11, Pl. 9, empruntées à une série de coupes sagittales, permettent de se rendre compte de cette disposition des ébauches tentaculaires définitives par rapport aux tentacules larvaires chez *A. branchiata*, tandis que, sur la fig. 1, Pl. 12, représentant une *A. Wilsoni B* vue par la face ventrale, on reconnaît très nettement la bilatéralité de l'ébauche lophophorale de l'adulte.

La troisième et dernière partie du corps de la larve est le tronc [métamère, MASTERMAN (97)], et celui-ci, chez la larve achevée, est de beaucoup la partie la plus étendue. Tandis que, chez la toute jeune larve à ébauche tentaculaire encore continue, le tronc n'est représenté que par la papille anale sans extension et à peine saillante, cette partie du corps s'accroît de plus en plus au cours de la vie libre de la larve, à tel point que le tronc, ou région post-tentaculaire, dont l'étendue était insignifiante chez la jeune larve, devient, chez

la larve achevée, la partie la plus développée de l'animal, ses dimensions relativement à la région prétentaculaire variant d'ailleurs d'une espèce à l'autre. Chez toutes les espèces, le tronc affecte la forme d'un cylindre à diamètre régulier dans la plus grande partie de sa longueur, quoique généralement atténué à son extrémité postérieure. Antérieurement, le tronc se continue avec la région collaire, suivant la ligne oblique des insertions tentaculaires, d'où résulte qu'il s'étend notablement plus loin vers l'avant du côté dorsal que du côté ventral. A l'extrémité postérieure du tronc débouche l'anus, autour duquel est développé, sous la forme d'un épaississement épidermique, un très fort anneau cilié, le cercle périanal, dont le diamètre, variable suivant les espèces, est parfois considérable. C'est ainsi que, chez *A. Brownei* (fig. 31, Pl. 11), ce diamètre est de 0,8 mm, dimension qui me paraît encore dépassée chez *A. Ikedai D.* Ce cercle périanal, qui fait son apparition relativement tard dans le cours du développement post-embryonnaire, constitue l'organe locomoteur principal de la larve.

La paroi du tronc porte, sur la ligne médio-ventrale, immédiatement en arrière des tentacules, l'orifice par lequel l'ébauche métasomique, invagination de la paroi du corps, communique avec l'extérieur.

Si, dans ce qui précède, j'ai décrit le corps de l'Actinotroque comme formé de trois parties, lobe préoral, région collaire et tronc [pour MASTERMAN (97) protomère, mésomère et métamère], il n'en est pas moins vrai que, morphologiquement, c'est une subdivision en deux qu'il y a lieu de considérer comme essentielle. C'est une subdivision assurée par le cercle tentaculaire, en une partie prétentaculaire, subdivisée à son tour en lobe préoral et région collaire, et en une partie post-tentaculaire, le tronc. La région prétentaculaire correspond à la région qui était seule largement développée chez la jeune larve, tandis que la région post-tentaculaire résulte de l'accroissement disproportionné de la papille anale de la jeune larve, accroissement consécutif à l'apparition de l'ébauche métasomique et sans doute adaptif au grand développement que prend cette ébauche à l'intérieur du corps larvaire.

b. Epiderme et système nerveux.

L'épiderme de l'Actinotroque est, dans toute son étendue, un épithélium simple, plat ou cubique suivant les régions que l'on considère: plat, au point d'être excessivement mince, dans le tronc et la plus grande partie du lobe préoral; plutôt cubique dans la région collaire. Il est fortement épaissi et cilié suivant le bord libre du lobe préoral, formant plus d'un demi-cercle ouvert dorsalement, suivant les faces antérieures et latérales des tentacules larvaires et, tout particulièrement, dans l'anneau périanal. L'épiderme est, pourtant, cilié dans toute son étendue, d'autant moins, à vrai dire, qu'il est plus mince, mais la face ventrale de la région collaire et la face inférieure du lobe préoral ont toujours une ciliation bien développée. Dans ses portions épaissies, notamment sur les tentacules et la paroi collaire, parfois aussi sur les deux faces du lobe préoral, l'épiderme renferme des glandes monocellulaires, dont l'abondance

varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Tous ces détails histologiques de l'épiderme sont d'ailleurs sujets à de grandes variations spécifiques, mais ils ne présentent qu'un intérêt très relatif et je ne m'y étendrai pas.

Une particularité qui mérite pourtant d'être signalée, c'est celle qui a été reconnue par Ikeda (01), chez son espèce C, où il existe, à la face dorsale du lobe préoral, dans la partie postérieure de celui-ci, une paire de glandes pluricellulaires constituées chacune par une invagination ectodermique. Rien de semblable n'a jamais été observé chez aucune autre espèce.

Le système nerveux de l'Actinotroque est très rudimentaire et tout entier épidermique. Sa partie principale consiste en un épaississement de la face dorsale du lobe préoral, le ganglion central (fig. 8, Pl. 9) avec cellules ganglionnaires et substance fibrillaire dans la profondeur. De ce ganglion part vers l'avant un triple cordon nerveux occupant la ligne médio-dorsale du lobe préoral et sur le trajet duquel se développe, chez certaines espèces (*A. branchiata*, etc.), une papille sensorielle cônique, fortement ciliée (fig. 8, Pl. 9). Ce triple nerf se perd au voisinage du bord libre du lobe préoral, de même qu'une quantité de fines fibres s'irradiant du ganglion comme centre, et se terminant au bord libre du lobe préoral par de petits renflements ovoïdes [Ikeda (01)].

D'après Masterman (97) le système nerveux de l'Actinotroque serait bien plus compliqué, cet auteur ayant décrit trois nerfs circulaires, suivant respectivement le bord libre du lobe préoral, le cercle tentaculaire et l'anneau périanal, plus deux nerfs longitudinaux médians, l'un dorsal et l'autre ventral. Mais, pas plus qu'Ikeda (01), je n'ai pu me convaincre de l'existence de ces structures nerveuses et ne puis que les mettre très sérieusement en doute. Evidemment, il doit exister, à défaut de ces différenciations nerveuses localisées, un plexus sous-épidermique, très difficile à mettre en évidence, et ce plexus peut présenter des condensations en certains endroits; mais il semble bien établi, par les résultats d'Ikeda, que les nerfs circulaires et longitudinaux, médio-dorsal et médio-ventral, décrits par Masterman (97), n'existent pas.

Les observations d'Ikeda (01) faites par la méthode au bleu de méthylène, n'ont mis en évidence pour ainsi dire que les éléments nerveux du lobe préoral. C'est, en effet, cette partie de la larve dont la mobilité et la contractilité sont les plus grandes. Mais le reste du corps, le tronc, et tout spécialement les tentacules, sont aussi susceptibles de contractions coordonnées, qui supposent l'existence d'une innervation, sans doute beaucoup moins développée que celle du lobe préoral, puisqu'elle échappe à notre examen.

Masterman (97) a décrit une dépression ectodermique siégeant immédiatement en avant du ganglion central, qu'il considérait comme un neuropore. Ici encore, je ne puis que me rallier à l'opinion d'Ikeda (01), confirmée par Goodrich (03), d'après laquelle cette dépression est le résultat d'une contraction produite quand le lobe préoral est relevé en arrière, comme il arrive lors de la fixation par les réactifs.

c. Tube digestif.

L'œsophage, d'origine stomodéale, est un tube cylindrique, déprimé de haut en bas (fig. 39, Pl. 8), qui s'ouvre largement à l'extérieur par la bouche, orifice mal défini, siégeant à la face inférieure du lobe préoral. Sa paroi est épaisse et fortement ciliée, et comprend de nombreuses cellules glandulaires.

Masterman (97) a décrit et figuré, à la face dorsale de l'œsophage, un diverticule en cul-de-sac, sous-ganglionnaire, auquel il a appliqué le nom de glande sous-neurale. Ikeda (01) et Goodrich (03) n'ont pas reconnu l'existence de cet organe et pensent que Masterman s'est trouvé en présence d'un plissement accidentel. Menon (02), par contre, estime que ce diverticule a une existence réelle, et il y voit l'homologue de la «notochorde» des genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, bien qu'il hésite à le comparer à «l'intestin du gland» [Eicheldarm, Spengel (93)] des Entéropneustes. Tout récemment, Schepotieff (06, p. 74) s'est prononcé contre ce rapprochement. Il serait fort intéressant d'élucider si la «sub-neural gland» de l'Actinotroque, à laquelle Masterman et Menon attribuent une si grande importance morphologique, a bien une existence réelle, quand ce ne serait que chez une espèce, ou bien si, au contraire, il n'y a jamais là qu'un repli, voire même un diverticule accidentel. En ce qui me concerne, j'ai autrefois (02) admis l'existence réelle, chez *A. branchiata*, d'une indication de cette structure, sans qu'elle présentât pourtant aucune modification histologique ni aucun caractère glandulaire. Ultérieurement (03), j'ai maintenu que l'on pouvait parfois observer des indications de ce diverticule œsophagien. Plus nouvellement (04), je me suis rangé à l'opinion d'Ikeda (01) et de Goodrich (03); et je pense que ce diverticule est le résultat d'un tiraillement exercé sur la paroi de l'œsophage par une membrane mésodermique, qui rattache cette paroi à la face dorsale du lobe préoral. Toujours est-il que le «diverticule», là où j'ai pu en distinguer des indications, ne laissait jamais reconnaître aucune particularité histologique, comme on serait en droit d'en attendre s'il représentait un organe différencié. La fig. 31, Pl. 11 montre nettement ce diverticule chez *A. Brownei*, mais le lobe préoral de cette larve étant fortement relevé et contracté, on ne saurait décider si cette formation est ou non accidentelle.

Conjointement à l'œsophage, il y a lieu de dire un mot de deux paires de gouttières que Masterman (97) a décrites sous les noms d'«oral and atrial grooves». Les gouttières orales consisteraient en deux dépressions épidermiques, situées à la face ventrale de la région collaire, de part et d'autre du plan médian, et convergeant vers la bouche, les mouvements ciliaires de ces gouttières poussant les particules alimentaires dans l'entrée de l'œsophage. Les gouttières atriales — que Masterman (97) considère comme analogues à des fentes branchiales (p. 319) — partiraient des coins de la bouche vers les côtés, et la fig. 5 (p. 301) de l'auteur nous les montre occupant la ligne de continuité ventrale entre le lobe préoral et la région collaire. Ikeda (01) ayant contesté l'existence des gouttières orales et atriales, Masterman (02) a reconnu qu'elles sont d'évidence plutôt physiologique que morphologique; ce qui revient à peu

près à dire que ces gouttières ne sont pas des structures différenciées et à admettre qu'elles ne sont indiquées que par les courants qui les parcourent. Me plaçant à ce point de vue, je n'ai pu découvrir les gouttières orales, car, quand le lobe préoral est rabattu sur la région collaire, l'espace qui sépare encore les deux surfaces est représenté par une fente uniforme, par laquelle l'eau est chassée vers la bouche; mais il ne me semble pas que l'on puisse mettre en doute que cette eau doive s'échapper effectivement des coins de la bouche, au fur et à mesure de son arrivée, en suivant le trajet que Masterman lui a assigné, c'est-à-dire l'insertion, de part et d'autre de la bouche, du lobe préoral sur la région collaire. De la sorte, si je conteste l'existence, même physiologique, des gouttières orales, j'admets que les gouttières atriales de Masterman existent, mais, bien entendu, physiologiquement seulement! Dans ces conditions, leur fonction, qui seule les met en évidence, est effectivement jusqu'à un certain point analogue à celle des fentes branchiales.

A l'œsophage fait suite l'estomac, très vaste et cylindrique. Sa paroi est formée d'un épithélium simple, cilié dans la plus grande partie de son étendue, les caractères de cette paroi variant en effet quelque peu d'un endroit à un autre. Tandis que l'épithélium est cubique, avec noyaux arrondis et cils courts dans la majeure partie de l'organe, sa paroi antéro-dorsale, de même que toute sa région postérieure, est caractérisée par un épithélium cylindrique, à noyaux allongés et à ciliation puissante, qui fait tourbillonner les particules alimentaires à l'intérieur de la cavité stomacale. Vers le milieu de la longueur de l'estomac, ses faces latéro-ventrales portent deux bourrelets saillants dans l'intérieur, ne laissant pas reconnaître la disposition épithéliale, au sein desquels les aliments (Diatomées, etc.) sont englobés et digérés.

La partie antérieure de l'estomac est développée en un diverticule ventral, sous-œsophagien, plus ou moins considérable, indivis chez la plupart des espèces [contrairement à ce que pense Schepotieff (06, p. 84)], ainsi chez *A. Sabatieri*, bifurqué en deux culs-de-sac latéraux chez quelques autres, telles qu'*A. branchiata*. Le diverticule impair ou ses deux expansions latérales présentent le plus souvent une vacuolisation très prononcée de leur paroi, et Masterman (97) a vu dans cette structure quelque chose de comparable à la structure d'une notochorde; et, de fait, s'étant trouvé en présence d'une larve à diverticules pairs (*A. branchiata ?*), Masterman, considérant ces diverticules comme latéro-dorsaux au lieu de latéro-ventraux, y a vu les homologues de la notochorde des Chordés. Aussi les désigne-t-il sous le nom de notochordes et fonde-t-il sur leur présence le groupe des Diplochordés. L'idée de Masterman et, par conséquent, ce nom qu'elle lui a suggéré, ne me paraissent pas défendables; l'ayant déjà combattue à deux reprises (02, 04), je me bornerai à répéter ici que je ne vois rien de plus, dans ce diverticule, simple ou bifurqué, que des modifications glandulaires de la paroi stomacale, telles qu'on en observe dans l'estomac de certaines Trochophores (*Teredo*). Cette opinion est d'ailleurs en harmonie avec celle des anciens observateurs, qui ont considéré ces diverticules stomacaux de l'Actinotroque comme des culs-de-sac hépatiques.

Il faut pourtant dire que Roule (00^2), bien qu'il eût parfaitement reconnu que le diver-

ticule stomacal de son Actinotroque (*A. Sabatieri*), est unique et ventral, ne l'en considère pas moins comme homologue à une corde dorsale, étant donné qu'il admet que l'organisation de l'Actinotroque est celle d'un Chordé renversé.

Enfin, il est une autre hypothèse relative à la signification des diverticules stomacaux pairs d'*A. branchiata*, c'est que ces diverticules représenteraient une paire de fentes branchiales abortives, et cette idée a été pour la première fois émise par MASTERMAN (97, p. 318), qui la repousse pourtant, car il préfère chercher dans les «gouttières atriales» de l'Actinotroque les rudiments de la paire de fentes branchiales du *Cephalodiscus* (p. 358). La comparaison des diverticules stomacaux d'*A. branchiata* avec une paire de fentes branchiales a été reprise par WILLEY (99), mais il ne me paraît pas qu'il y ait lieu de nous arrêter davantage à cette idée.

Nous ne nous étendrons pas plus longuement sur l'estomac de l'Actinotroque, et, passant à la dernière partie de son tube digestif, l'intestin terminal, nous constaterons simplement que celui-ci, dont nous avons vu l'origine endodermique, ne montre rien de bien particulier. Il décrit quelques circonvolutions et, tandis que son calibre est très réduit dans sa plus grande partie, il présente sur son trajet une dilatation fortement ciliée, et débouche à l'extérieur au centre du cercle périanal, entourant l'extrémité postérieure du tronc.

d. Cavités du corps.

[CALDWELL (85), MASTERMAN (97), IKEDA (01), MENON (02), GOODRICH (03), COWLES (04[1]), DE SELYS (02, 04), SCHEPOTIEFF (06).]

CALDWELL a découvert l'existence, chez l'Actinotroque, d'un septum oblique dont l'insertion pariétale suit, un peu en arrière, la base des tentacules. Cette membrane a été retrouvée par tous les auteurs subséquents, ROULE (00[2]) seul excepté, et elle constitue l'un des traits essentiels de l'anatomie de l'Actinotroque.

Ce septum, traversé par l'estomac, affecte la forme d'un diaphragme, et il établit une subdivision complète de la cavité du corps. La cavité préseptale est indivise, d'après CALDWELL, confirmé en cela aussi par IKEDA (01), GOODRICH (03), DE SELYS (02, 04), COWLES (04[1]) et SCHEPOTIEFF (06), c'est-à-dire qu'elle est commune au lobe préoral et à la région collaire — comme je désigne, à l'exemple de MASTERMAN (97), la partie du corps s'étendant de la bouche aux tentacules. CALDWELL applique à toute la cavité préseptale le nom de cavité préorale, ce qui est évidemment inexact, comme FOWLER (92) l'a relevé avec raison. Aussi faut-il distinguer entre la cavité préorale et la cavité collaire, en tant que subdivisions de la cavité préseptale. Pour MASTERMAN (97) et MENON (02), la cavité préorale serait complètement séparée de la cavité collaire, mais je ne reconnais entre les deux, avec IKEDA, GOODRICH, COWLES et SCHEPOTIEFF, qu'un septum incomplet, limité à la région médiane, et tendu entre la paroi dorsale du corps, en arrière du ganglion nerveux central, et l'œsophage (fig. 8, Pl. 9). Indépendamment de la grande cavité préseptale, il existe, en avant de l'insertion pariétale du septum, une cavité tubulaire, découverte par IKEDA (01), qui la désigne sous le nom de cavité

collaire adulte. Cette cavité, correspondant à la série des tentacules définitifs, se prolonge dans chacun d'eux, et représente le cœlome lophophoral de l'adulte. Cette cavité cœlomique est apparue très tard dans le cours du développement postembryonnaire, conjointement à la formation des tentacules de l'adulte. L'étude des stades antérieurs de l'ontogenèse nous a conduits à la conclusion que la grande cavité préseptale de la larve (c'est-à-dire la cavité préorale plus la cavité collaire larvaire) représente le blastocèle embryonnaire, et l'étude de la métamorphose confirmera que la cavité préseptale est un espace hæmocélique, attendu qu'elle se transforme en le vaisseau circulaire du lophophore (Ikeda). Mais l'examen attentif des dispositions réalisées par cette cavité préalablement à la métamorphose suffit à lui seul pour se convaincre de sa véritable signification. Des coupes appropriées permettent de se rendre compte de ce fait caractéristique que, si la cavité cœlomique lophophorale envoie un prolongement dans chacune des ébauches tentaculaires de l'adulte, le vaisseau sanguin de chacun de ces tentacules se trouve, dès le même moment, constitué par un espace rétropéritonéal, qui n'est autre chose qu'un prolongement de la cavité collaire larvaire, et cette observation pourrait à elle seule nous édifier sur la nature hæmocélique de la cavité collaire elle-même. Cette opinion se trouvera d'ailleurs confirmée par les deux faits suivants: les globules sanguins, dont il sera question plus loin, se développent librement dans la cavité collaire; l'estomac est baigné directement par cette cavité, sans interposition d'aucune splanchnopleure. Dans ces conditions, on peut considérer comme absolument établi que la grande cavité préseptale de la larve, commune au lobe préoral et à la région collaire, est un hæmocèle, et représente le blastocèle embryonnaire, ce point fondamental de l'anatomie de l'Actinotroque étant démontré par un triple ordre de faits: 1. l'ontogenèse jusqu'à la métamorphose; 2. la structure de la larve préalablement à la métamorphose; 3. les phénomènes qui accompagnent la métamorphose.

Le cœlome lophophoral de l'adulte, ébauché en cette cavité tubulaire qui suit la base d'insertion des tentacules définitifs, ne s'étendra que consécutivement à la métamorphose.

Si la cavité larvaire préseptale est hæmocélique, il en est tout autrement de la cavité post-septale, qui représente un sac cœlomique typique, constituant la cavité du tronc. La division fondamentale que nous avons reconnue à l'Actinotroque en une partie prétentaculaire et une partie post-tentaculaire se trouve donc vérifiée par la disposition des cavités du corps, qui sont non seulement distinctes dans ces deux parties, mais radicalement différentes quant à leur nature.

La cavité cœlomique du tronc a pour limite antérieure le septum oblique qui forme en même temps la limite postérieure de la cavité collaire, c'est-à-dire qu'elle s'étend beaucoup plus loin vers l'avant du côté dorsal, au dessus de l'estomac, que ventralement. La cavité du tronc se comporte à la façon d'un sac chevauchant sur l'intestin, d'où l'existence d'un mésentère ventral, en même temps que l'absence d'un mésentère dorsal. Le feuillet splanchnique de ce sac entoure de toutes parts l'intestin et l'estomac dans sa plus grande partie, et se réfléchit dans le septum au niveau de l'insertion viscérale de celui-ci. Le feuillet pariétal est, chez toutes les espèces connues moins une, étroitement appliqué à la face pro-

fonde de l'ectoderme, à laquelle il est soudé, si ce n'est au niveau du cercle périanal, où existe un décollement des deux membranes, constituant un espace lacunaire, que MASTERMAN (97) a appelé le sinus périanal. Chez une seule espèce, *A. Menoni* X, j'ai reconnu une disposition différente: là, l'espace qui sépare la somatopleure de l'ectoderme est développé en un sinus énormément dilaté, qui entoure de toutes parts le sac cœlomique du tronc, dont les rapports, à cela près, sont les mêmes que chez les espèces où cet espace péricœlomique n'est représenté que par le sinus périanal. La fig. 14, Pl. 10, coupe sagittale, et la fig. 15, Pl. 10, coupe transversale, donnent une idée exacte de cette particularité très curieuse que présente le sac cœlomique d'*A. Menoni* X.

e. Système musculaire.

Dans la région préseptale, à cavité hæmocélique, les éléments du mésenchyme sont, pour la plus grande partie, condensés à la face profonde de l'ectoderme, où ils ont donné naissance à des fibres musculaires. Celles-ci sont particulièrement nombreuses dans le lobe préoral, dont le bord libre est occupé par un faisceau de quelques unes de ces fibres. Des fibres musculaires longitudinales s'observent dans la paroi collaire, et se prolongent dans les tentacules larvaires, dont elles provoquent les mouvements d'incurvation. Mais c'est l'œsophage — ectodermique — autour duquel le mésenchyme a surtout développé les éléments musculaires, représentés par une couche de fibres circulaires, dont les contractions doivent beaucoup aider, dans l'acte de la déglutition, les mouvements ciliaires de la paroi œsophagienne.

La disposition et le degré de développement de ces fibres musculaires de la paroi du corps varient beaucoup d'une espèce à l'autre, et il en est de même de certains muscles rétracteurs qui traversent la cavité préseptale de la larve.

D'après IKEDA (01), chez chacune des quatre espèces qu'il a étudiées, il existe une paire de rétracteurs, passant de part et d'autre de l'œsophage, leur insertion antérieure se faisant dorsalement, à la partie postérieure du ganglion, tandis qu'ils s'insèrent en arrière, ventralement, entre les tentacules larvaires de la première et de la deuxième paire.

Chez les espèces que j'ai étudiées, *A. branchiata* et *A. Sabatieri*, ces muscles ont une extension beaucoup moins grande, car, si leur insertion postérieure correspond à celle des rétracteurs d'IKEDA, leur insertion antérieure se fait vers le centre de la face ventrale de la région collaire. Mais le septum sous-ganglionnaire — rattachant le ganglion à l'œsophage, et séparant incomplètement l'une de l'autre la cavité préorale de la cavité collaire — renferme quelques fibres musculaires représentant, sans doute, la portion antérieure des rétracteurs dorso-ventraux d'IKEDA, tandis que les rétracteurs collaires d'*A. branchiata* correspondent à leur partie postérieure. La fig. 10, Pl. 9, montre l'un des rétracteurs collaires suivant toute sa longueur, tandis que, sur la fig. 41, Pl. 8, les deux muscles se voient en coupe transversale.

Dans la région post-septale, autrement dit dans le tronc, le système musculaire est

principalement développé dans la somatopleure, assurant ainsi la contractilité de la paroi du tronc. Dans cette paroi se reconnaissent des fibres circulaires, externes, et des fibres longitudinales, internes, ces dernières surtout développées du côté dorsal et présentant cette particularité de se prolonger au delà du septum, c'est-à-dire jusqu'à la partie postérieure du lobe préoral, dont elles constituent les releveurs.

La somatopleure développe également, à la surface de l'ébauche métasomique, les fortes couches musculaires caractéristiques du tronc de l'adulte, le degré de différenciation de ces couches variant beaucoup d'une espèce à l'autre. Chez *A. branchiata*, il est poussé très loin (fig. 6, Pl. 9).

Quant à la splanchnopleure, il ne s'y développe que fort peu d'éléments musculaires, si ce n'est au niveau des ébauches vasculaires, dont il sera question plus loin.

Ikeda (01) a découvert une paire de rétracteurs longitudinaux, parcourant toute la longueur du tronc, dont l'insertion antérieure se fait en avant des pores néphridiens, tandis qu'ils se terminent en arrière à l'extrémité postérieure de l'intestin. Ces muscles rétracteurs du tronc, Ikeda ne les a observés que chez son espèce C, et je les ai vainement cherchés chez *A. branchiata* et *A. Sabatieri*. Par contre, chez *A. pallida*, petite espèce très défavorable pour l'étude anatomique, j'ai très nettement reconnu l'existence de cette paire de muscles, et la fig. 13, Pl. 10, nous montre l'un d'eux sur une coupe sagittale latérale. J'ai également retrouvé ces muscles chez *A. Menoni X* (fig. 7, Pl. 12). Leur trajet est conforme à la description d'Ikeda, c'est-à-dire qu'ils sont situés ventralement par rapport au tube digestif, insérés, en avant, de part et d'autre de l'orifice métasomique, et, en arrière, de part et d'autre de l'anus. La contraction de ces muscles permet à la larve de se raccourcir énormément, en même temps que de rentrer son cercle périanal.

f. Système vasculaire.

Chez l'Actinotroque prête à la métamorphose, la majeure partie des vaisseaux de l'adulte sont préformés. Contrairement à la majorité des auteurs, qui ne reconnaissent, à la face dorsale de l'estomac, qu'un vaisseau médian, j'ai décrit (03, 04), d'accord avec les anciennes observations d'A. Schneider (62), deux vaisseaux à la face dorsale de l'estomac, disposition qui vient, fort heureusement, d'être vérifiée par Schepotieff (06). De ces deux vaisseaux, l'un, plus développé, tant par son calibre que par son extension antéro-postérieure, occupe le plan médian, tandis que l'autre court parallèlement à lui, du côté gauche (fig. 40, Pl. 8). Ce sont là les ébauches des deux vaisseaux longitudinaux de la *Phoronis*, le vaisseau médian et le vaisseau latéral.

Ces deux vaisseaux, espaces ouverts entre la paroi de l'estomac et la splanchnopleure du sac cœlomique du tronc, débouchent largement, en avant, dans la cavité hæmocélique préseptale (fig. 8, Pl. 9), tandis qu'en arrière ils se perdent dans le sinus péristomacal, dont ils ne sont que des portions différenciées. De ce sinus péristomacal partent, à l'extrémité posté-

rieure de l'estomac, les capillaires en cæcum, qui se retrouveront. en beaucoup plus grand nombre, dans l'ampoule de l'animal adulte.

Les vaisseaux tentaculaires de l'adulte sont, comme on l'a vu déjà, constitués, dans chacun des tentacules définitifs, par des espaces rétropéritonéaux, refoulant le cœlome lophophoral, et en continuité avec l'hæmocèle préseptal, dont ils ne sont que les prolongements. Il ne manque, pour avoir l'ébauche complète de l'appareil vasculaire de l'adulte, que le vaisseau lophophoral, assurant la continuité entre les vaisseaux tentaculaires et les vaisseaux longitudinaux. Ce vaisseau lophophoral n'existe pas encore comme tel, mais il est représenté par la cavité collaire larvaire, ainsi que l'a montré Ikeda (01). Dès maintenant, d'ailleurs, cette cavité est en continuité d'une part avec les vaisseaux longitudinaux du tronc et d'autre part avec les vaisseaux tentaculaires, et c'est en son intérieur que se trouvent les globules sanguins, sans interposition d'aucune membrane.

Quant aux globules sanguins, stades jeunes des hématies de l'adulte, ils forment chez la larve des amas compacts dont le nombre et la disposition, à l'intérieur de l'hæmocèle collaire, varient d'une espèce à l'autre.

Chez *A. pallida*, il n'existe, d'après A. Schneider (62), qu'une seule masse globulaire, appliquée contre l'extrémité antérieure, sous-œsophagienne, de l'estomac; mais cette masse unique résulte, je pense, de la fusion de deux masses latérales.

Chez *A. branchiata*, il y a deux amas de globules rouges, correspondant, par leur position, aux néphridies, c'est-à-dire qu'ils sont situés, de part et d'autre du plan médian, un peu en avant de la partie sous-intestinale du septum (fig. 1 et 10, Pl. 9).

Chez *A. Sabatieri*, on trouve trois amas globulaires, l'un ventral et médian, correspondant aux amas symétriques de l'espèce précédente, les deux autres pairs et latéraux, appliqués de part et d'autre du diverticule ventral de l'estomac.

Chez *A. Wilsoni B*, il existe quatre masses d'hématies, réparties en deux paires, dont l'une correspond en position à la paire unique d'*A. branchiata*, tandis que l'autre est appliquée aux faces latérales de l'estomac (fig. 1, Pl. 12).

Chez plusieurs des Actinotroques qu'il a étudiées, Ikeda (01 figure également quatre masses de globules rouges, et j'en ai, de mon côté, reconnu le même nombre chez *A. Menoni X*, la position des deux paires variant d'ailleurs dans de larges mesures d'une espèce à l'autre.

Masterman (97) a décrit le système circulatoire de l'Actinotroque comme beaucoup plus compliqué que tous les autres auteurs. D'après lui, il serait complètement clos et comporterait notamment un sinus sous-neural, en communication avec le vaisseau sus-intestinal. Ikeda (01) a montré que ce soi-disant sinus sous-neural, dont l'importance théorique serait grande, n'est, en réalité, qu'un récessus de la cavité préorale, sous-ganglionnaire en effet, mais largement ouvert en avant, et, faut-il ajouter, sans communication avec le vaisseau dorsal, celui-ci s'ouvrant bien en arrière, au niveau de l'insertion dorsale du septum sur l'estomac.

Schepotieff (06) vient de publier, fig. 3, Pl. 5, un schéma très peu réussi du système sanguin chez l'Actinotroque, dont je ne crois pas pouvoir me dispenser de faire la critique.

1. Le vaisseau latéral (*Sg.*) est représenté à droite, alors qu'il appartient à la moitié gauche du corps. 2. Les deux vaisseaux longitudinaux se réunissent antérieurement, alors qu'ils s'ouvrent individuellement dans l'hæmocèle préseptal. 3. Le vaisseau médian (*Dg.*), grossi du vaisseau latéral, est représenté en continuité avec une ligne faisant tout le tour du lobe préoral; cette ligne ne répond à rien de réel. 4. Le vaisseau médian est représenté comme se prolongeant, à la face dorsale de l'intestin, jusqu'au sinus périanal, alors que ce vaisseau se perd dans le sinus péristomacal; sur la série de coupes transversales publiée par Schepotieff (Pl. 6), le vaisseau médian cesse d'ailleurs d'être visible au delà de la fig. 19. 5. Enfin, Schepotieff considère le sinus périanal comme une partie du système sanguin, ce qui est inexact.

Pour une discussion plus complète des divergences d'opinion qui se sont produites sur cette question de l'appareil vasculaire de l'Actinotroque, je ne puis que renvoyer aux dernières publications, et surtout à celles d'Ikeda (01), de Cowles (04[2]) et de moi-même (04).

g. Néphridies.

[Wagener (47), Caldwell (82), Masterman (97), Ikeda (01), Menon (02), Goodrich (03), de Selys (02, 04), Cowles (04[1]), Shearer (06), Schepotieff (06).]

Les néphridies de l'Actinotroque sont au nombre d'une paire et appartiennent à la région moyenne du corps, étant situées immédiatement en avant du septum, à la face ventrale. Leur degré de développement varie beaucoup avec les espèces, mais elles se constituent toujours, essentiellement, d'un canal épithélial débouchant à la surface du corps à droite et à gauche de l'orifice métasomique, l'extrémité interne, simple ou bifurquée, du canal plongeant dans la cavité hæmocélique. Sur cette extrémité interne close, d'après tous les auteurs énumérés ci-dessus, à l'exception de Masterman et de Menon, sont insérées des cellules excrétrices spéciales, pédiculées, formant un bouquet de solénocytes (Goodrich). Si Masterman, confirmé par Menon, a décrit les néphridies comme s'ouvrant par des entonnoirs multiples dans la cavité collaire, il ne faut pas perdre de vue que ces auteurs ont considéré cette cavité comme cœlomique, alors que, ainsi que je l'ai assez répété, elle est hæmocélique; aussi peut-on considérer comme bien établi que l'extrémité interne des néphridies, baignant dans l'hæmocèle préseptal, est aveugle et non pas ouverte, fait moins facile à constater qu'on ne le pourrait penser.

Masterman a décrit (97), à la face dorsale du lobe préoral, une paire de pores débouchant de part et d'autre du ganglion, et mettant la cavité préorale, considérée comme cœlomique, en communication avec l'extérieur. L'existence de ces pores n'a pu être vérifiée par aucun des auteurs subséquents, et Masterman (02) a reconnu que leur présence n'est pas constante, attendu qu'ils peuvent manquer, l'un ou l'autre ou même tous les deux. Ici aussi, je crois pouvoir dire qu'il est établi que ces pores cœlomiques n'existent pas, et ce pour la bonne raison que la cavité préorale n'est pas cœlomique.

5. Métamorphose.

La métamorphose de l'Actinotroque a déjà été l'objet de nombreuses et importantes recherches, dont il est intéressant de faire une revue rapide.

Lorsque Joh. Müller (46) découvrit l'Actinotroque, méconnaissant la nature larvaire du nouvel animal, il considéra le tube développé à l'intérieur du corps de la larve — ce que j'ai appelé le métasome, ébauche du tronc de l'adulte — comme représentant les organes sexuels. Plus tard (54), ayant en vain cherché à obtenir une métamorphose de l'Actinotroque, il émit l'opinion que la question de savoir si l'Actinotroque est ou non une larve serait tranchée par l'explication à donner de cet organe énigmatique (le métasome). Et pourtant, Joh. Müller s'est trouvé en présence du produit de cette métamorphose qu'il a tant cherchée: en effet, un Ver qu'il a pêché à la surface de la mer, et rapporté au genre *Sipunculus* (50) n'était, très certainement, rien d'autre qu'une jeune *Phoronis* tout nouvellement métamorphosée!

Gegenbaur (54) a le premier observé une métamorphose incomplète et prématurée, chez des Actinotroques insuffisamment développées, qu'il avait tenues en captivité pendant quelque temps.

A son tour, Krohn (58), sans arriver à saisir le moment critique de la métamorphose, en observe le résultat. Il croit que l'organe énigmatique (le métasome), qui remplissait le corps de la larve, ne se retrouve plus après la métamorphose; c'est dire qu'il est encore loin d'avoir reconnu en quoi celle-ci consiste.

Puis, ce furent Leuckart et Pagenstecher (58) qui observèrent la métamorphose de l'Actinotroque, et ils en virent le fait essentiel, autrement dit l'évagination du métasome; seulement, ils pensèrent se trouver en présence d'un phénomène anormal ou accidentel.

Enfin, A. Schneider (61, 62) publia d'excellentes descriptions de la métamorphose de l'Actinotroque, qu'il est le premier à avoir bien comprise dans ses traits principaux.

Les travaux de Metschnikoff (69, 71) et de Wilson (81) firent connaître de nouveaux détails importants relativement à ce phénomène, après quoi Caldwell (82) a donné un exposé sommaire des modifications qui le caractérisent.

Plus récemment, les travaux de Roule (96, 00²), Ikeda (01), Menon (02), Schultz (03²), Cowles (04²) et moi (04) ont encore apporté quelques données nouvelles sur cette métamorphose si particulière de l'Actinotroque.

Quand l'Actinotroque est arrivée à maturité, stade caractérisé par l'état avancé de développement du métasome, des ébauches tentaculaires définitives et du système vasculaire ainsi que des globules sanguins, qui ont pris une couleur rouge vif, l'animal est prêt à subir la métamorphose.

La plupart des larves, sans doute, se laissent en ce moment tomber au fond de la mer.

pour y nager encore plus ou moins longtemps, à la recherche d'un endroit favorable à leur établissement définitif. Pourtant, parmi les larves que donne la pêche au filet fin, à la surface, il s'en trouve qui subissent immédiatement la métamorphose; bien plus, il arrive de trouver, dans le plankton, de jeunes *Phoronis* tout nouvellement métamorphosées. Je pense, sans toutefois pouvoir l'établir, que ces jeunes Vers, en présence desquels se sont trouvés JOH. MÜLLER (50) et CLAPARÈDE (61), doivent s'être métamorphosés à la suite de leur capture, et que les larves mûres se seraient, si elles n'avaient pas été dérangées, laissé couler avant de subir la métamorphose, leurs chances de rencontrer un fond propice étant évidemment trop restreintes si elles se métamorphosaient en pleine eau.

Quoi qu'il en soit, la métamorphose s'annonce par une contraction très forte de la région du tronc, à laquelle succède ce que l'on a appelé le stade critique du phénomène, savoir l'évagination du métasome. Celui-ci, vraisemblablement sous l'empire de la pression qu'exerce sur lui le liquide périentérique du tronc, sort rapidement par l'orifice au niveau duquel se fait sa continuité avec l'épiderme larvaire, la portion proximale du tube métasomique étant la première à s'évaginer, et la portion distale, représentant l'ampoule inférieure de la *Phoronis*, la dernière. Ce processus a déjà été fort heureusement comparé par A. SCHNEIDER (62) avec l'évagination d'un tentacule d'escargot. Il est à peine besoin de remarquer que, à la suite de cette évagination, le tube métasomique ne délimite plus un cul-de-sac épidermique, mais bien sa cavité propre, remplie par le liquide périentérique du tronc larvaire, passé en son intérieur au fur et à mesure que se faisait le retournement.

En même temps que le métasome s'évagine, il entraîne en son intérieur le tube digestif, désormais plié en deux, de façon à comporter une branche descendante — œsophage et estomac — et une branche ascendante — intestin.

a. Sort de la paroi du corps larvaire.

Ce sort est très différent suivant que l'on considère la portion prétentaculaire ou la portion post-tentaculaire de l'Actinotroque.

Toute la paroi de la région prétentaculaire, c'est-à-dire tout le lobe préoral — avec le ganglion nerveux central — et toute la paroi collaire, y compris les tentacules larvaires, se détache et est avalée. Il se produit une première solution de continuité en avant de la série des tentacules définitifs, et une seconde sur le pourtour de l'entrée de l'œsophage. Une fois la paroi prétentaculaire avalée, l'ébauche lophophorale définitive en arrive tout naturellement à entourer les bords libres de l'œsophage, et une soudure se produit tout le long du contact. C'est là un phénomène bien constaté, mais dont les détails sont malheureusement fort difficiles à suivre, et dont il est presque impossible de donner de bonnes figures réelles, à cause de la rapidité avec laquelle se produit la métamorphose, et des contractions violentes qui l'accompagnent.

Quant à la paroi du tronc de l'Actinotroque, elle se contracte de plus en

plus fortement, jusqu'à se réduire aux faibles proportions de la papille anale de l'adulte. Mais cette contraction s'accompagne de l'invagination de la portion terminale du tronc larvaire, de sorte que, après la métamorphose, l'anus de la larve débouche au fond d'un cul-de-sac épidermique, sur le sort ultérieur duquel (formation d'un rectum?) on est fort mal renseigné. Toujours est-il que la couronne ciliaire périanale subit une dégénérescence *in situ*, toute la paroi contractée du tronc larvaire devenant le siége de modifications histologiques conduisant à la structure particulière de la papille anale de l'adulte.

Origine de l'épistome et du ganglion de l'adulte. Le sort du lobe préoral larvaire et, en particulier, du ganglion nerveux central, ainsi que l'origine de l'épistome de l'adulte, font l'objet d'un grand désaccord.

Pour Metschnikoff (69, 71), toute la paroi prétentaculaire du corps est avalée. Caldwell (82) s'est contredit sur ce point important, attendu qu'il déclare d'abord que l'épistome est le lobe préoral persistant de la larve (p. 372), tandis qu'il expose plus loin que tout le lobe préoral (il entend par là toute la paroi prétentaculaire, y compris le ganglion naturellement) se détache et passe dans l'estomac (p. 378). La seconde affirmation est d'ailleurs plus circonstanciée que la première.

Wilson (81) n'est pas très précis sur ce point. Il nous dit que le lobe préoral est retiré dans l'œsophage, laissant seulement un petit reste, qui persiste comme épistome (p. 204), tandis que les tentacules larvaires tombent.

Quant à Roule, il a admis d'abord (96) que le lobe sus-buccal persiste en partie pour devenir l'épistome (p. 1345), tandis que, plus nouvellement (00^2), il pense que le lobe préoral de l'Actinotroque disparaît tout entier avec le ganglion nerveux, l'épistome de l'adulte étant une formation nouvelle.

Ikeda (01) considère que la plus grande partie du lobe préoral est avalée et digérée, jusques et y compris le ganglion, qui forme à peu près la limite postérieure de ce lobe. Aussi se refuse-t-il à admettre que l'épistome de l'adulte se développe aux dépens d'un reste du lobe préoral larvaire (p. 578).

Menon (02), lui aussi, est d'avis que «the epistome is not a remnant of the preoral lobe, but is a new structure developed as an outgrowth of the collar region» (p. 475).

Quant à Schultz (03^2), qui base son opinion principalement sur des observations relatives à la régénération du ganglion nerveux de l'adulte, il pense qu'il se forme, chez *A. branchiata*, immédiatement en arrière du ganglion larvaire, un ganglion invaginé, représentant l'ébauche du ganglion de l'adulte. D'après lui, donc, cette partie au moins de la portion prétentaculaire de la paroi du corps larvaire subsisterait après la métamorphose.

Il se dégage de cet exposé que la plupart des auteurs ont admis que le lobe préoral est tout entier avalé au cours de la métamorphose, c'est-à-dire que le ganglion et l'épistome de l'adulte sont des formations nouvelles. Mais il n'a pas été publié jusqu'à présent de figures bien démonstratives à ce sujet, et l'on peut considérer comme mal

éclaircis encore les processus qui conduisent à l'édification de la partie du corps de la *Phoronis* s'étendant de la bouche à l'anus. La question étant importante, j'entrerai ici dans quelques détails.

L'examen comparatif des fig. 5 et 9 à 12, Pl. 10, permettra, je l'espère, de se faire une idée du sort, non seulement du lobe préoral, mais aussi de toute la paroi du corps de la région prétentaculaire, car c'est à tort que l'on séparerait le lobe préoral du reste de la portion prétentaculaire.

La fig. 5, Pl. 10, montre une coupe sagittale dans une *A. Sabatieri* prête à la métamorphose, et regardant à gauche. Si nous portons notre attention sur la partie de la paroi du corps qui s'étend, dorsalement, en avant de l'insertion du septum — à droite et en haut sur la figure —, nous constaterons que cette insertion se fait assez loin en arrière du cercle tentaculaire larvaire (*Θ*). La coupe n'étant pas exactement médiane dans cette partie de son étendue, on voit, immédiatement en arrière du cercle tentaculaire larvaire, un autre épaississement épidermique, représentant l'ébauche d'un tentacule définitif, et l'on retrouve, à la face profonde de cette ébauche, le cœlome lophophoral. La fig. 6, Pl. 10, donne les détails de cette région dans une coupe moins médiane encore, tandis que l'on voit, sur la fig. 7, la disposition réalisée sur le plan médian. Là, on retrouve la coupe du cercle tentaculaire larvaire, en arrière duquel se voit de nouveau l'épaississement correspondant à la série des tentacules définitifs; mais on n'observe plus la cavité cœlomique lophophorale, celle-ci n'atteignant pas le plan médian du côté dorsal. Un coup d'œil sur la fig. 8, Pl. 9, coupe sagittale médiane dans une *A. branchiata*, permettra de se rendre compte que, chez cette espèce, une étendue plus considérable encore sépare le cercle tentaculaire larvaire (*Θ*) de l'insertion dorsale du septum. La fig. 12, Pl. 9, reproduit en détail la portion de la paroi dorsale du corps avoisinant cette insertion.

Passons à la fig. 9, Pl. 10, qui représente une coupe longitudinale dans l'extrémité supérieure d'une *A. Sabatieri* en métamorphose. Par suite des déviations qui se produisent au cours de ce phénomène, la coupe est à peu près sagittale médiane dans la région préseptale, tandis qu'elle est fortement oblique dans la partie postérieure. Cette figure nous montre, non pas toute la paroi de la région préseptale, mais cette paroi jusques et y compris les tentacules larvaires, passant dans l'œsophage, dont l'entrée est libérée de sa continuité avec les parties en voie de disparition. On pourra constater que, du côté dorsal, la déchirure de la paroi du corps se fait en arrière du ganglion, qui est donc entraîné dans l'estomac avec tout le lobe préoral. Tout ce qui subsiste de la région préseptale, c'est le cercle tentaculaire définitif, développé en arrière du cercle tentaculaire larvaire. Il faut remarquer que, si le cercle tentaculaire définitif n'est pas complet dorsalement, en tant que différencié en bourgeons tentaculaires, les derniers tentacules définitifs formés étant situés assez bas, de part et d'autre du plan médian, le cercle tentaculaire définitif n'en est pas moins représenté, médio-dorsalement, par cette portion de la paroi du corps qui s'étendait, chez la larve, en arrière de la portion médio-dorsale du cercle tentaculaire larvaire (*Θ*, fig. 8, Pl. 9, et 5, Pl. 10), jusqu'à l'insertion du septum. Or, au cours de la métamorphose, en même

temps que les bourgeons tentaculaires définitifs se redressent pour se souder aux bords libres de l'œsophage, les deux bourgeons de la paire dorsale se rapprochent beaucoup, de telle sorte que les tentacules définitifs en arrivent à former une couronne complète autour de l'entrée de l'œsophage. Cette couronne n'est pas circulaire, mais déprimée, dès le début, dans sa partie postérieure par la papille anale en voie de se constituer aux dépens des parois du tronc larvaire, fortement contractées. Ainsi, la couronne tentaculaire, dès qu'elle acquiert ses rapports définitifs, présente une concavité postérieure, dans laquelle vient se loger la papille anale. Le ganglion de l'adulte n'est, à ce moment, pas différencié, mais on peut reconnaître l'endroit où il se formera, puisque nous savons qu'il n'est que la partie médio-dorsale du nerf qui suit, extérieurement, la base des tentacules, suivant l'insertion pariétale du diaphragme. Cet endroit est marqué *Ga.* sur les fig. 9 à 11, Pl. 10. Il correspond à cette portion médio-dorsale de la paroi du corps de la larve, qui s'étendait en avant de l'insertion du septum jusqu'à la partie non différenciée du cercle tentaculaire définitif, c'est-à-dire qu'il est situé immédiatement en arrière de la paire dorsale de tentacules définitifs.

Il résulte de ce qui précède que je ne saurais admettre l'opinion de SCHULTZ (03^2), d'après laquelle le ganglion de l'adulte se différencierait immédiatement en arrière du ganglion larvaire sous la forme d'une invagination. Ce que SCHULTZ a décrit en cet endroit n'est que la partie postérieure du ganglion larvaire lui-même. Quant au ganglion de l'adulte, il n'est pas différencié chez la larve, mais le territoire qui lui donnera naissance est cette partie de la paroi médio-dorsale qui s'étend en arrière du cercle tentaculaire larvaire jusqu'à l'insertion du septum.

En résumé, toute la paroi de la région préseptale se détache et est avalée, au cours de la métamorphose, à l'exception de la portion annulaire qui s'étend en avant de l'insertion pariétale du septum jusqu'en arrière des tentacules larvaires. Cette portion porte la série des tentacules définitifs, dont les ébauches sont de moins en moins différenciées à mesure qu'on s'éloigne de la face ventrale, jusqu'à manquer totalement à la face dorsale. Le nerf circulaire suit, en arrière, la base des bourgeons tentaculaires définitifs, mais, pour lui aussi, sa partie dorsale, autrement dit le ganglion de l'adulte, n'est pas différenciée, et se trouve à l'état latent dans la région médio-dorsale de l'anneau représentant l'ébauche du lophophore. C'est, en effet, cette partie annulaire de la région préseptale, portant suivant son bord antérieur libre les bourgeons tentaculaires définitifs, qui va se souder au pourtour de l'œsophage et constituer la paroi du lophophore. De tout ce qui précède résulte, jusqu'à l'évidence, que le ganglion de l'adulte est sans rapport aucun avec le ganglion de la larve, ce dernier étant avalé, pendant la métamorphose, avec toute la portion prétentaculaire de la paroi du corps larvaire.

Quant à l'épistome de l'adulte, il est entièrement absent chez les Vers nouvellement métamorphosés (fig. 11, Pl. 10). Rien ne subsistant du lobe préoral larvaire, il ne saurait être question de voir dans l'épistome de l'adulte un reste de ce lobe préoral détruit au cours de la métamorphose.

La fig. 12, Pl. 10, représente une coupe longitudinale, à peu près sagittale médiane, dans l'extrémité supérieure d'une jeune *Ph. Sabatieri*, trois semaines après la métamorphose.

Cette coupe renferme l'un des tentacules avoisinant immédiatement, en arrière de la bouche, le plan médian. En arrière de ce tentacule se voit le ganglion nerveux central, épaississement médio-dorsal du nerf périœsophagien, dont la partie médio-ventrale se voit coupée, dans la paroi du corps, au niveau de l'insertion, sur celle-ci, de la portion ventrale du diaphragme. Le ganglion lui-même correspond à l'insertion dorsale du diaphragme, et est situé immédiatement en avant de la papille anale. Mais la figure qui nous occupe est également très démonstrative pour l'épistome, représenté par un repli surplombant la bouche, et suivant, en avant, la base des tentacules post-buccaux. Ce repli correspond donc à l'endroit même où, à la suite de la chute de la portion prétentaculaire de la paroi larvaire, le bord de l'œsophage s'est soudé au cercle lophophoral. On constatera que la cavité de l'épistome n'est qu'une partie non séparée de la cavité cœlomique lophophorale, ce qui autorise à considérer l'épistome comme une simple dépendance du lophophore.

Sort de la paroi du tronc larvaire et formation de la papille anale de l'adulte. Metschnikoff (69, 71) a déjà constaté que, à la suite de l'évagination du métasome, le tronc larvaire se contracte fortement, au point de se réduire à une papille au sommet de laquelle siége l'anus, cette papille elle-même rentrant, au bout de quelques heures, dans le corps de la *Phoronis*.

Caldwell (82, p. 379) parle également de ce passage, consécutif à la métamorphose, du tronc larvaire à l'intérieur du métasome, de telle sorte, dit-il, que l'anus primitif en arrive à se trouver à mi-hauteur de la branche ascendante du tube digestif.

Wilson (81) n'a pas observé le phénomène indiqué par Caldwell. Il pense que le tronc larvaire se contracte de plus en plus, jusqu'à ne plus représenter qu'une saillie très peu prononcée, portant l'anus à son sommet; mais il ne parle pas de ce que la paroi du tronc larvaire serait tirée dans l'intérieur du métasome évaginé.

Roule (00^2), de son côté, admet une disparition, par ratatinement progressif, de toute la portion post-tentaculaire de la paroi du corps larvaire. Lui non plus n'a pas reconnu l'invagination dans le tronc de l'adulte de la paroi du tronc larvaire.

Quant à Ikeda (01), il ne fournit aucun renseignement sur le sort des parois du tronc larvaire.

En ce qui me concerne, je me suis déjà, en une récente occasion (04), prononcé en faveur de l'opinion sommairement exprimée par Caldwell (82), savoir que la portion post-tentaculaire de la paroi du corps larvaire, après s'être fortement contractée, se retourne dans l'intérieur du métasome évaginé, de telle sorte que l'anus larvaire débouche au fond d'une dépression ectodermique.

Les fig. 10 et 11, Pl. 10, montrent deux étapes successives de ce phénomène, et permettent de se rendre compte que, tant par sa contraction que par son invagination dans le métasome, le tronc larvaire se trouve réduit aux faibles proportions de la papille anale occupant la concavité du lophophore.

Les parties de la paroi du tronc larvaire qui restent extérieures sont les deux zones annulaires qui, chez la larve, étaient situées, l'une, immédiatement en arrière de l'ébauche lophophorale, l'autre, sur le pourtour de l'orifice métasomique, ces deux zones annulaires étant d'ailleurs confondues en avant de l'orifice métasomique. La contraction et l'invagination du restant de la paroi du tronc larvaire ont pour effet de rapprocher de plus en plus la couronne tentaculaire de la portion supérieure du métasome, de telle sorte que les deux zones annulaires dont il vient d'être question en arrivent à se juxtaposer de plus en plus, jusqu'à se confondre, à l'exception de leur partie postérieure, où elles restent séparées par la papille anale, creusée d'une profonde dépression, au fond de laquelle débouche l'anus larvaire.

Le cercle ciliaire périanal, quand la rétraction, puis l'invagination du tronc larvaire se font rapidement — ce qui me paraît être le cas normal — est entraîné au fond de la poche ectodermique, où il s'histolyse sur place. Dans d'autres cas, ainsi que plusieurs auteurs l'ont observé, il tombe en pièces, qui se détachent, avant que l'invagination du tronc larvaire n'ait eu lieu.

Quant au sort du cul-de-sac épidermique produit par l'invagination de la paroi du tronc larvaire dans l'intérieur du métasome, il n'est pas éclairci. On ne saurait décider, en l'absence d'observations positives à ce sujet, si ce cul-de-sac est ou non appelé à former un rectum ectodermique. Toutefois, je ne pense pas que telle soit sa destinée. Je crois que, sa paroi continuant à se contracter, il se réduit de plus en plus, jusqu'à ne plus être représenté, chez l'adulte, que par la dépression qui occupe le sommet de la papille anale, et au fond de laquelle débouche l'anus, qui serait donc l'anus persistant de la larve.

b. Tube digestif.

Tous les auteurs, depuis Schneider (62), ont reconnu que le métasome, tout en s'évaginant, entraîne en son intérieur le tube digestif plié en deux, de façon à former une anse allongée, dont la branche ascendante n'est autre chose que l'intestin de l'Actinotroque. Roule (00[2]) seul a pensé que la branche ascendante de l'anse digestive représenterait une formation nouvelle, naissant tout le long de la ligne médio-dorsale de l'estomac, dans une ébauche qu'il désigne sous le nom de cordon dorsal. Il n'est pourtant pas douteux que l'auteur français ait fait une confusion regrettable, ce qu'il décrit comme branche ascendante de l'intestin n'étant autre chose que le vaisseau sanguin médian. En réalité, chez *Ph. Sabatieri* comme chez les autres espèces, toute l'anse digestive de l'adulte n'est autre chose que le tube digestif larvaire, simplement ployé en deux et fortement étiré. L'œsophage de l'adulte est tout simplement l'œsophage larvaire, relativement peu allongé; le préestomac de l'adulte résulte de l'étirement très considérable de la portion antérieure de l'estomac larvaire, tandis que l'estomac de l'adulte correspond à la plus grande partie du même organe larvaire. La branche ascendante de l'anse, enfin, ou intestin, n'est autre que

l'intestin larvaire très fortement étiré; mais il convient de faire cette réserve que la portion terminale de l'intestin est peut-être formée aux dépens de la paroi du tronc larvaire invaginée dans l'intérieur du métasome. J'ai dit, à propos de la formation de la papille anale, que je ne pensais pas que ce cul-de-sac épidermique fût destiné à former un rectum, mais on ne peut pas exclure *a priori* cette éventualité, d'autant mieux possible qu'il ne s'est pas constitué de proctodéum pendant le développement embryonnaire.

Je ne m'étendrai pas davantage sur cette question des modifications subies par le tube digestif consécutivement à l'évagination du métasome, attendu que je l'ai longuement traitée en d'autres occasions (03, 04), et que son intérêt me paraît secondaire.

Il faut pourtant remarquer que le diverticule vacuolisé sous-œsophagien, pair ou impair, qui existait à l'extrémité antérieure de l'estomac de l'Actinotroque, se retrouve, chez le Ver nouvellement métamorphosé, à la limite entre le préestomac et l'estomac, où il est facile à reconnaître. Plus tard, on ne retrouve plus trace de cette différenciation de la paroi stomacale, et il y a tout lieu de croire que les gouttelettes constituant les vacuoles de ce diverticule sont déversées dans l'estomac. Le fait que ce diverticule, apparemment glandulaire, se forme peu de temps avant la métamorphose, et disparaît ensuite, autorise peut-être la supposition qu'il est destiné à sécréter un ferment spécial assurant la digestion des parties de son propre individu que la *Phoronis* avale au cours de la métamorphose.

c. Cavités du corps et système circulatoire.

[Schneider (62), Metschnikoff (69, 71), Wilson (81), Caldwell (82), Ikeda (01), Cowles (04b), de Selys (04).]

Ikeda (01) a non seulement découvert la cavité cœlomique lophophorale (adult collar cavity), mais il a montré que, à la suite de la métamorphose, la cavité collaire larvaire, mieux dit l'hæmocèle préseptal, devient le vaisseau lophophoral.

L'hæmocèle préseptal occupait, chez la larve, la plus grande partie de la cavité de la région prétentaculaire, le cœlome lophophoral de l'adulte n'étant représenté que par la cavité tubulaire suivant la base des tentacules définitifs et se prolongeant dans chacun d'eux. Les vaisseaux tentaculaires et les vaisseaux longitudinaux du tronc s'ouvraient, nous l'avons vu, dans l'hæmocèle. A la suite de la chute de la portion prétentaculaire de la paroi du corps, il ne reste plus, en avant de l'insertion du septum, que l'ébauche lophophorale annulaire, non différenciée encore médio-dorsalement, il est vrai, cette ébauche étant doublée de la cavité cœlomique d'Ikeda. Quand le cercle lophophoral s'est soudé aux bords de l'œsophage, cette cavité cœlomique se trouve constituer la principale cavité du lophophore, tandis que ce qui reste de l'ancien hæmocèle collaire constitue un espace annulaire, entourant la partie supérieure de l'œsophage. Cet espace représente le vaisseau lophophoral.

La partie périphérique du septum larvaire, c'est-à-dire celle qui avoisine son insertion pariétale, se retrouve dans le feuillet inférieur du diaphragme de l'adulte — le feuillet supé-

rieur étant fourni par le revêtement cœlomique lophophoral. La partie centrale du septum larvaire, au contraire, se replie sur l'œsophage et lui constitue une splanchnopleure. Un espace hæmocélique se trouve emprisonné entre les faces profondes de cette splanchnopleure et de la paroi œsophagienne, et cet espace communique tout naturellement, vers le haut avec le vaisseau lophophoral, et vers le bas, avec les vaisseaux longitudinaux du tronc.

Les vaisseaux longitudinaux, comme je l'ai déjà indiqué précédemment, se forment l'un et l'autre à la face dorsale de l'estomac, le vaisseau médian ou afférent (ascendant) étant médio-dorsal dès l'origine, et le vaisseau latéral ou efférent (descendant) latéro-dorsal gauche dès son apparition. Cette version est en contradiction avec la description de la plupart des auteurs, A. Schneider (62) et Schepotieff (06) seuls exceptés. Schneider a en effet reconnu que, chez *A. branchiata*, les deux vaisseaux longitudinaux naissent à la face dorsale de l'estomac. Je me suis, d'autres fois (03, 04), longuement étendu sur cette question — qui a bien son importance — et ne puis que maintenir l'exactitude absolue de l'ancienne observation de Schneider. Je répèterai seulement qu'aucune donnée ontogénétique n'appuie l'opinion d'après laquelle le vaisseau latéral des *Phoronis* représenterait morphologiquement un vaisseau médio-ventral.

Immédiatement après la métamorphose, les deux vaisseaux longitudinaux débouchent supérieurement dans le sinus périœsophagien, par l'intermédiaire duquel ils communiquent avec l'ébauche du vaisseau lophophoral. C'est dans ce sinus périœsophagien que se différencieront la partie supérieure du vaisseau médian et les deux branches symétriques par lesquelles le vaisseau latéral débouche dans le vaisseau lophophoral, ces espaces vasculaires n'étant autres que les parties du sinus périœsophagien restant ouvertes, alors que, pour sa plus grande étendue, il se réduit à rien par suite de l'application étroite de la splanchnopleure sur l'œsophage. Je pense que c'est la partie de ce sinus destinée à donner la branche droite du vaisseau efférent que plusieurs auteurs auront prise pour le vaisseau efférent lui-même, lui assignant ainsi une origine médio-ventrale.

En arrière, c'est-à-dire vers le bas, les deux vaisseaux longitudinaux se perdent dans le sinus péristomacal, qui subsiste comme la voie par laquelle ces deux vaisseaux communiquent inférieurement. C'est de ce sinus que partent les capillaires en cœcum, dont un certain nombre étaient préformés chez la larve.

Le système circulatoire de l'adulte se montre donc constitué, dans tous ses traits essentiels, immédiatement après la métamorphose, tant les ébauches de toutes ses parties se trouvaient dans un état avancé chez l'Actinotroque. Dès que le stade critique est passé, le sang se met à circuler régulièrement, chassé par les contractions péristaltiques du vaisseau médian. Les globules sanguins, chargés d'hémoglobine dès avant la métamorphose, constituaient, on l'a vu, des amas compacts dans l'hæmocèle collaire. Ces amas se résolvent, au moment de l'évagination du métasome, ou même avant, en globules indépendants, flottant librement dans le liquide hæmocélique. C'est évidemment ce liquide qui constitue l'origine du plasma sanguin, car c'est véhiculés par lui que les globules passent dans les troncs vasculaires longitudinaux.

Les globules rouges, au moment de la métamorphose, diffèrent de ceux de l'adulte en ce qu'ils sont plus petits en même temps que leur noyau est relativement plus gros. Ce n'est que peu à peu que leur corps s'accroît, tandis que leur noyau se rapetisse (fig. 7, Pl. 7).

d. Organes urinaires.

CALDWELL (82) a déjà exprimé l'opinion que, pendant la métamorphose, les solénocytes se détachent de l'extrémité interne des néphridies et tombent dans la cavité préseptale, d'où ils passent, avec les globules rouges, dans les vaisseaux sanguins, tandis que les canaux excréteurs subsistent comme néphridies de l'adulte, leurs orifices externes ayant déjà pris, à la suite de l'évagination du métasome, à peu près leur position définitive (p. 379).

Les observations de ROULE (00^2) sur cette question pèchent par la base, attendu qu'il n'a pas discerné les néphridies larvaires, mais pris pour celles-ci les amas globulaires sanguins situés de part et d'autre du diverticule stomacal sous-œsophagien, chez *A. Sabatieri*. L'auteur n'en est pas moins d'avis que les néphridies de l'adulte répondent à celles de la larve (p. 212), et émet à ce sujet quelques considérations dont il est inutile de faire la critique.

IKEDA (01) se prononce également pour la persistance d'une partie au moins des canaux urinaires larvaires, mais sans avoir pu suivre l'édification des néphridies définitives.

MENON (02), qui pense que les néphridies larvaires s'ouvrent par des entonnoirs béants dans la cavité collaire, déclare que ces néphridies persistent telles quelles chez l'adulte.

A son tour, GOODRICH (03) a constaté la persistance des canaux urinaires de la larve après la métamorphose, et il pense que ces canaux acquièrent secondairement un orifice les mettant en communication avec le cœlome du tronc.

Quant à COWLES (04^1), il croit qu'une grande partie des canaux urinaires se perd au cours de la métamorphose. Mais, bien qu'il ait constaté que leurs orifices externes sont rapprochés de la région anale, il n'est pas certain qu'ils deviennent les pores urinaires de l'adulte.

SCHULTZ (03^2), enfin, se basant encore une fois sur les données de la régénération, part du fait que la régénération des néphridies se ferait d'une façon toute différente chez la larve (aux dépens de l'ectoderme) et chez l'adulte (aux dépens du mésoderme), pour admettre que les néphridies de l'adulte n'ont que la place de commun avec les néphridies larvaires (p. 485).

En ce qui me concerne, je ne puis que maintenir l'opinion que j'ai déjà exprimée d'autres fois (02, 04), et qui est celle de CALDWELL (82), plus ou moins confirmée par la plupart de ses successeurs. Au cours de la métamorphose, les solénocytes se détachent effectivement de l'extrémité interne des néphridies et tombent dans l'hæmocèle préseptal, d'où ils passent dans les vaisseaux pour y dégénérer enfin. Quant aux canaux excréteurs, on se souvient qu'ils étaient appliqués à la face antérieure du septum larvaire, leur situation par rapport à la cavité cœlomique du tronc étant par conséquent rétropéritonéale. Après la métamorphose, ils se trouvent pris entre les deux feuillets constituant le diaphragme — le

feuillet inférieur n'étant autre chose que la partie périphérique du septum larvaire, et le feuillet supérieur une partie du revêtement cœlomique lophophoral. Les orifices externes des néphridies qui, chez la larve, siégeaient de part et d'autre de l'orifice métasomique, se sont trouvés, à la suite de l'évagination du métasome et des contractions subies par les parois du tronc larvaire, de plus en plus reportés sur les côtés, d'abord, puis vers la face dorsale, jusqu'à en arriver à occuper la position des pores urinaires de l'adulte, à droite et à gauche de l'anus. La situation et les rapports de ces canaux urinaires larvaires étant exactement ceux des néphridies de l'adulte, je ne vois aucune raison pour douter qu'il s'agisse d'une seule et même chose. En l'absence d'observations contradictoires, il faut bien admettre que les canaux urinaires larvaires n'ont plus, pour être élevés au rang de néphridies définitives, qu'à former un cœlomostome, par simple perforation du feuillet inférieur du diaphragme, qui les sépare seul de la cavité cœlomique du tronc.

Notes sur la régénération.

Un fait bien connu, observé pour la première fois par P. J. v. Beneden (58) chez sa *Crepina* (*Phoronis*) *gracilis*, c'est que les *Phoronis*, tenues en aquarium, s'amputent de leur lophophore, et en régénèrent bientôt un nouveau. Dyster (58) a été témoin du même phénomène, et a constaté qu'il ne faut pas plus de 48 heures aux *Phoronis* pour régénérer leur «tête».

Giard (78[2]) a vu dans ce cas un exemple d'autotomie économique, consistant en ce que «l'animal réduit son volume par amputation volontaire, parce qu'il se trouve dans des conditions défavorables au point de vue de la nutrition ou même au point de vue de la respiration. On l'observe généralement chez les animaux tenus en captivité (cas de la Synapte, des Tubulaires, des Phoronis, des Némertiens, etc.)».

Cori (90) a constaté ce fait important que, parmi les *Phoronis* fraîchement recueillies, il s'en trouve souvent dont le lophophore manque et d'autres dont le lophophore est en voie de régénération. Il rapporte que, d'après les pêcheurs de Faro, près de Messine, les *Phoronis* sont ainsi mutilées par de petits poissons, qui se saisissent brusquement de leur lophophore épanoui. La faculté régénératrice des *Phoronis* serait, si cette observation est exacte, le résultat d'une adaptation.

E. Schultz (03[1]), qui a fait une étude spéciale de la régénération chez *Phoronis*, s'élève contre l'hypothèse émise par Cori. Il part du fait qu'il est extrêmement difficile de couper, avec des ciseaux, la tête des *Phoronis* épanouies, vu qu'elles se retirent dans leur tube à la moindre commotion, pour mettre en doute qu'un ennemi quelconque soit jamais capable de se saisir de l'extrémité supérieure d'une *Phoronis* épanouie. Schultz pense que l'adaptation aux dangers que court leur lophophore, les *Phoronis* la trouvent dans la faculté de se retirer brusquement dans leur tube. Certes, il n'est pas contestable que cette contractilité soit défen-

sive, mais nous ne pouvons pas conclure, du fait que cette contractilité met l'animal à l'abri de nos ciseaux, qu'elle soit suffisante pour lui éviter les atteintes d'autres ennemis, sans doute plus adroits! Pour SCHULTZ, l'autotomie des *Phoronis* est une «réduction», ce mot constatant d'ailleurs plutôt le fait qu'il ne l'explique. Pour lui, comme pour GIARD (78[2]), le phénomène est de nature «économique»; hypothèse à laquelle je dois pourtant objecter que cette explication serait satisfaisante si l'animal conservait son organisation simplifiée tant que durent les circonstances défavorables auxquelles il est soumis. Mais nous voyons, au contraire, la régénération du lophophore se produire aussitôt après sa chute, alors que les conditions extérieures restent les mêmes, quand elles n'empirent pas; l'eau, non courante, dans laquelle les animaux sont placés n'étant, par exemple, pas renouvelée! En peu de jours, un nouveau lophophore est régénéré, et il ne diffère pas, anatomiquement, pour autant que l'on puisse en juger, de celui qui a été perdu. Sans doute, on pourra supposer que la nouvelle extrémité est tout de même mieux adaptée que l'ancienne aux conditions défavorables dans lesquelles l'animal est placé, et qu'il y a des différences qui nous échappent. Mais cette supposition aura à tenir compte du fait, que j'ai bien constaté, que le même animal, si sa captivité se prolonge, peut perdre plusieurs fois de suite son lophophore, ce qui a bien pour effet de le réduire de plus en plus, de telle sorte que, si son autotomie est économique, sa régénération ne l'est guère. Aussi ne puis-je m'empêcher de penser que, si la chute du lophophore s'explique par l'action des influences anormales auxquelles l'animal est soumis en captivité, la régénération qui s'ensuit, tandis que ces influences persistent, va à l'encontre de l'économie réalisée par l'autotomie, et doit être le résultat d'une faculté régénératrice acquise par adaptation à des mutilations accidentelles.

CORI (90), bien qu'il n'ait pas suivi le phénomène jusqu'au bout, a supposé que, non seulement le tronc de la *Phoronis*, amputé de son lophophore, régénère une tête, mais que les têtes détachées reconstituent un individu complet. SCHULTZ (03[1]) prétend positivement que des têtes détachées par autotomie régénèrent une extrémité inférieure! S'il en était ainsi, l'autotomie des *Phoronis* aurait pour résultat un dédoublement des individus: en un mot, elle serait reproductrice. Mais, à de multiples reprises, tant à Cette, avec *Ph. Sabatieri*, qu'à Helgoland, avec *Ph. Mülleri*, et à Naples, avec *Ph. psammophila*, j'ai tenu en observation des centaines de lophophores détachés par autotomie des *Phoronis* gardées en aquarium. Et jamais je n'ai vu un de ces lophophores régénérer un animal complet. Ils subissent une cicatrisation de la portion par laquelle ils se continuaient avec le tronc, mais finissent par dégénérer et par tomber en pièces; et cela pendant que les troncs dont ils se sont détachés, gardés comme témoins dans les mêmes conditions ou bien dans des conditions moins favorables encore, ont eu le temps de régénérer successivement plusieurs lophophores. Je n'hésite pas à affirmer que, à la suite de l'autotomie des *Phoronis*, seul le tronc régénère une tête, tandis que la tête est incapable de régénérer un tronc. Les Tubulaires, fort heureusement rapprochées des *Phoronis* par GIARD (78[2]) au point de vue de leur autotomie, ne se comportent pas autrement.

Nous pouvons dire que l'extrémité animale des *Phoronis* est privée de cette faculté de régénération que le tronc possède à un si haut degré, mais nous ne ferons par là, ici encore, que constater un fait; fait qui est bien de nature à étonner, à première vue, car la régénération du tronc par le lophophore serait chose bien plus simple que le phénomène inverse! Mais, si nous admettons que la régénération des *Phoronis* est adaptative aux mutilations que cet animal est exposé à subir, nous trouverons peut-être dans cette circonstance que, chaque fois qu'une *Phoronis* s'est vue décapiter par un ennemi, c'est le tronc seul qui a survécu, tandis que le lophophore devenait la proie de cet ennemi, l'explication de ce fait que le tronc a seul acquis la faculté régénératrice. C'est un essai d'explication que je donne à titre d'hypothèse.

J'ai pu m'assurer que, si les lophophores spontanément amputés sont incapables de régénération, les extrémités supérieures, expérimentalement coupées au niveau même où se fait l'autotomie, sont également dépourvues de cette faculté, ce qui était à prévoir. Mais si l'on fait la section plus bas, vers le milieu de la région musculaire par exemple, chacun des deux fragments régénèrera un individu complet. Par contre, l'extrémité inférieure, renflée en ampoule, est incapable de régénération. La région musculaire, dont le grand développement peut être considéré comme le résultat d'une adaptation défensive, est la seule partie du corps qui soit douée de la faculté régénératrice.

Ayant partagé en six fragments à peu près égaux la région musculaire de plusieurs *Ph. psammophila*, chacun de ces fragments a régénéré un individu complet. Les lophophores et les ampoules des animaux primitifs, gardés comme témoins, n'ont pas régénéré. Je ne doute pas que des fragments bien moindres encore qu'un sixième de la région musculaire puissent régénérer des individus complets. Souvent, dans les cristallisoirs renfermant les *Phoronis*, dont un certain nombre sont toujours blessées et déchirées par la drague, on trouve de tout petits fragments, si courts que leur longueur l'emporte à peine sur leur grosseur, tournoyant au fond du vase, emportés qu'ils sont par les battements de leurs cils vibratiles. Ces petits fragments, mesurant souvent moins de 1 mm de long, montrent à une de leurs extrémités l'ébauche du lophophore en régénération; je ne doute pas que, placés dans des conditions favorables, ils donneraient naissance à des individus complets.

Le fait, déjà constaté par Cori (90), et que j'ai fréquemment vérifié, que, parmi les *Phoronis* nouvellement draguées, il s'en trouve dont le lophophore est en voie de régénération, montre que ce phénomène se produit également chez les animaux placés dans leur milieu normal. Sans doute, de même qu'en aquarium, cette régénération peut être intervenue à la suite d'une autotomie, mais il ne me semble pas contestable que, dans bien des cas, elle doive être consécutive à une mutilation causée par un ennemi, qui aura dévoré le lophophore. Un argument indirect en faveur de cette conjecture réside dans la circonstance que, chez *Ph. psammophila*, le lophophore renferme fréquemment un petit Distome au stade Cercaire; il est extrêmement probable que l'hôte définitif du Distome, vraisemblablement un Poisson, s'infeste en mangeant l'extrémité supérieure des *Phoronis*.

Mais la question qui se pose est celle de savoir s'il ne se produit pas, sans intervention de facteurs étrangers, un fractionnement des individus, suivi de régénération d'animaux complets aux dépens des différents fragments. Je crois que la question doit être résolue affirmativement, en ce qui concerne tout au moins les espèces vivant en colonie, telles que *Ph. Kowalevskyi* par exemple. Cette forme, dont les colonies sont incrustantes, constituées de nombreux tubes enchevêtrés, est connue depuis quarante ans dans le port de Naples, et pas autre part. Les Actinotroques de cette forme, probablement entraînées au large quand elles ne sont encore que de petites larves, ne sont pas connues. Il est bien difficile d'admettre, quand on connaît les lieux, que ces colonies soient annuellement repeuplées par de nouveaux animaux, produits par des larves revenues pour s'y métamorphoser. Cerfontaine (02) a constaté que les colonies de *Ph. Kowalevskyi*, lorsqu'elles paraissent mortes et décomposées, renferment toujours des fragments d'animaux en voie de régénération; il conclut que cette espèce présente un mode de régénération spontanée, annuelle. C'est une opinion à laquelle je me range absolument, tout en ajoutant que, d'après moi, il y a fractionnement des anciens animaux, suivi de la régénération des différents fragments en individus complets. Sur plusieurs colonies de *Ph. Kowalevskyi*, j'ai trouvé, en mars, des animaux extrêmement petits, mesurant moins de 1 mm, certainement produits par la régénération d'un fragment d'adulte et non par la métamorphose d'une larve.

Ikeda (01) a constaté que les colonies de *Ph. Ijimai*, localisées tout comme celles de *Ph. Kowalevskyi*, meurent chaque été. Il a trouvé dans leurs débris de jeunes animaux, qu'il suppose être produits par des larves, revenues se fixer à l'endroit dont elles sont issues; hypothèse que la connaissance de la forme de Naples me fait considérer comme moins vraisemblable que celle d'une régénération annuelle des fragments survivants d'animaux préexistants.

Régénération du lophophore de *Ph. psammophila*.

E. Schultz (03[1]) a montré que, lors de la régénération de l'extrémité supérieure, chez *Ph. Mülleri*, les tentacules réapparaissent en deux groupes symétriques, le bord antérieur de la bouche restant tout d'abord libre de tentacules.

Si intéressant que soit ce processus, il n'est, chez *Ph. Mülleri*, que la répétition de ce qui se passe au cours de l'ontogenèse. En effet, chez *A. branchiata*, larve de *Ph. Mülleri*, les premiers bourgeons des tentacules définitifs naissent sur les faces latérales. La face ventrale, tout comme la dorsale, reste tout d'abord libre de ces bourgeons, et les nouvelles ébauches s'ajoutent aussi bien ventralement que dorsalement. Chez l'adulte, cette particularité subsiste, et c'est là un caractère qui différencie *Ph. Mülleri* de toutes les autres espèces connues: chez *Ph. Mülleri*, les tentacules des deux séries droite et gauche vont en diminuant de longueur à mesure que l'on se rapproche du plan médian, non seulement en arrière de la bouche, ce qui s'observe chez toutes les espèces, mais aussi en avant de celle-ci. Le fer à cheval que représente la série des insertions des tentacules sur le lophophore est interrompu en avant de la bouche tout comme en arrière de cet orifice; et il est très probable que, chez *Ph. Mülleri*,

les nouveaux tentacules font leur apparition, non seulement en arrière de la bouche, mais aussi en avant d'elle.

Il m'a paru intéressant de suivre les phénomènes externes de la régénération chez *Ph. psammophila*, espèce dans l'ontogenèse de laquelle les tentacules définitifs apparaissent dans le même ordre que les tentacules larvaires, comme autant d'épaississements différenciés de la base de chacun de ceux-ci. Chez toutes les Actinotroques connues autres qu'*A. branchiata* et, puis-je ajouter, *A. Wilsoni B.* dont la fig. 1, Pl. 12 montre un exemplaire, les premiers tentacules définitifs à se former sont les ventraux (destinés à devenir prébuccaux après la métamorphose), et les nouveaux tentacules apparaissent aux deux extrémités de la rangée ainsi ébauchée, rangée qui n'est interrompue qu'en arrière.

Par leur autotomie, les *Phoronis* perdent non seulement le lophophore proprement dit, mais aussi la papille anale, située dans la concavité du lophophore, c'est-à-dire que ce qui est sacrifié, c'est la portion supérieure du tronc, portant le lophophore. La «tête» détachée emporte les portions initiale et terminale du tube digestif et les néphridies, le nerf circulaire et le ganglion central. Quant au tronc décapité, il ne renferme plus que les deux branches du tube digestif et les deux vaisseaux longitudinaux, quatre formations tubulaires coupées en travers, tout comme la paroi du corps elle-même, au niveau de la section.

La paroi du corps se cicatrise rapidement, de telle sorte que le tronc se termine maintenant par une extrémité arrondie. Mais, avant qu'interviennent de nouveaux changements externes, on constate, sur le vivant, que les deux vaisseaux longitudinaux se sont soudés par leur bout libre, ce qui permet une circulation simplifiée, le sang montant par le vaisseau médian et descendant par le vaisseau latéral. Cette réparation hâtive du circuit sanguin est le préambule de la régénération proprement dite.

L'extrémité supérieure du corps ne tarde pas à se creuser d'une dépression, représentant l'ébauche de la bouche; cette dépression va au devant de l'extrémité libre de l'œsophage, qui débouche bientôt nouvellement à l'extérieur par cet intermédiaire. La dépression buccale, infundibuliforme, est tout d'abord délimitée par une lèvre non proéminante et continue (fig. 1, Pl. 8). Cette lèvre prend bientôt un grand développement, sauf en arrière de la bouche, d'où résulte la formation d'un disque, non pas circulaire, mais plutôt réniforme, à échancrure post-buccale (fig. 2). Ce disque, qui représente l'ébauche lophophorale, est déjà notablement plus développé en largeur que la portion du tronc sur laquelle il s'insère. Il est doué d'une très grande contractilité et change sans cesse de forme, d'où les aspects très divers sous lesquels il se présente à un même stade.

La fig. 3, Pl. 8, se rapporte à un stade de la régénération semblable à celui que nous venons d'examiner, mais on y observe, au centre du disque lophophoral, une protubérance dont la présence n'est pas constante, et qui donnera peut-être l'épistome.

Sur la fig. 4, qui montre, toujours de face, un stade plus avancé, l'ébauche lophophorale est encore constituée par une lèvre saillante, plus élevée de part et d'autre de la

bouche qu'en avant d'elle, et interrompue en arrière, où elle se réfléchit vers l'intérieur de l'espace qu'elle délimite.

Un stade analogue se voit, de profil à gauche, sur la fig. 5, qui permet de se rendre compte de ce que les deux lobes symétriques en lesquels se divise l'ébauche lophophorale sont beaucoup plus élevés en arrière qu'en avant, disposition qui prépare cette particularité du lophophore que les tentacules prébuccaux sont ceux dont l'insertion se fait le plus bas.

La fig. 6, Pl. 8, maintenant, nous montre, de face et d'en haut, une ébauche lophophorale toujours constituée par un disque entourant de toutes parts la bouche, mais fortement incisé en arrière de cet orifice, de telle sorte que le disque est toujours réniforme, les bords libres de l'incisure étant juxtaposés en même temps que reportés vers l'avant. Mais ce que cette extrémité supérieure montre de nouveau, c'est la première indication de la formation des tentacules. Non pas que ceux-ci soient déjà représentés par des bourgeons faisant saillie à la surface, car le bord libre du disque lophophoral est encore indivis, et ce n'est que par transparence que l'on peut reconnaître, de part et d'autre de l'incisure post-buccale, l'apparition d'une lobulation interne, c'est-à-dire d'une lobulation de la cavité lophophorale. La formation des bourgeons tentaculaires est donc précédée — sans doute provoquée — par des changements internes et notamment (il est facile de s'en assurer par des coupes) par l'apparition des vaisseaux tentaculaires.

Si nous passons à la fig. 7, nous y voyons, de face, une ébauche lophophorale notablement plus avancée dans sa régénération. Les tentacules y sont, en effet, déjà représentés comme autant de diverticules du bord libre, jusqu'ici continu, du disque lophophoral. Les premiers tentacules sont apparus symétriquement, sur la partie culminante de chacun des deux lobes dont se constituait le disque lophophoral; développés de part et d'autre de l'incisure post-buccale et sur les bords latéraux du disque, ils manquent encore totalement en avant de la bouche. Ils forment deux groupes symétriques, séparés, en arrière de la bouche, par l'incisure dont l'apparition a été si précoce, et, en avant de la bouche, par une portion continue de la lèvre lophophorale. On voit, sur la fig. 8, un stade semblable, de profil à droite. Cette figure, tout en montrant les tentacules sous un autre aspect, permet de se rendre compte que ceux dont l'insertion se fait le plus haut sont ceux du point où la rangée externe se réfléchit dans la rangée interne, cette rangée interne ou post-buccale ayant pris naissance de part et d'autre de l'échancrure du disque lophophoral. En arrière du lophophore se voit, sur la fig. 8, une saillie du corps, qui n'est autre que la papille anale, logée dans la concavité du lophophore, c'est-à-dire dans l'échancrure qui caractérisait, aux stades moins avancés, la partie postérieure de l'ébauche lophophorale.

La fig. 9 montre, également de profil à droite, un stade plus avancé, tandis que la fig. 10 nous en fait voir un autre encore, de face. Dans l'un comme dans l'autre cas, le nombre des tentacules s'est accru, et les tentacules eux-mêmes se sont allongés, mais ces appendices manquent encore en avant de la bouche. Une coupe transversale à travers un

lophophore du stade de la fig. 10, Pl. 8 est représentée fig. 1, Pl. 4, et montre la rangée externe des tentacules interrompue sur le plan médian, tout comme la rangée interne.

Les changements externes ultérieurs dans la régénération du lophophore consistent dans l'intercalation des tentacules manquant encore en avant de la bouche, et ceux-ci ne tardent pas à devenir aussi longs que les autres. Bientôt, les nouveaux tentacules ne s'ajoutent plus que dans la rangée interne, en arrière de la bouche, à droite et à gauche du plan médian.

Le fait le plus intéressant, dans cette régénération du lophophore de *Ph. psammophila*, c'est, sans doute, l'apparition des tentacules en deux groupes symétriques, exactement comme dans la régénération de *Ph. Mülleri*. Mais, tandis que, chez cette espèce, comme nous l'avons vu, la régénération ne fait que répéter l'ontogenèse, chez *Ph. psammophila* la régénération seule fait naître le cercle tentaculaire aux dépens de deux ébauches symétriques.

Les phénomènes internes de la régénération de l'extrémité supérieure, reconstitution du ganglion nerveux central, du système vasculaire lophophoral, du diaphragme et des néphridies, n'ont encore fait l'objet que d'une seule publication, celle de Schultz (03[1]); mais je crois pouvoir émettre l'opinion que des recherches plus étendues sur ce sujet, particulièrement en ce qui concerne la régénération des néphridies et du système vasculaire, ne seraient pas superflues.

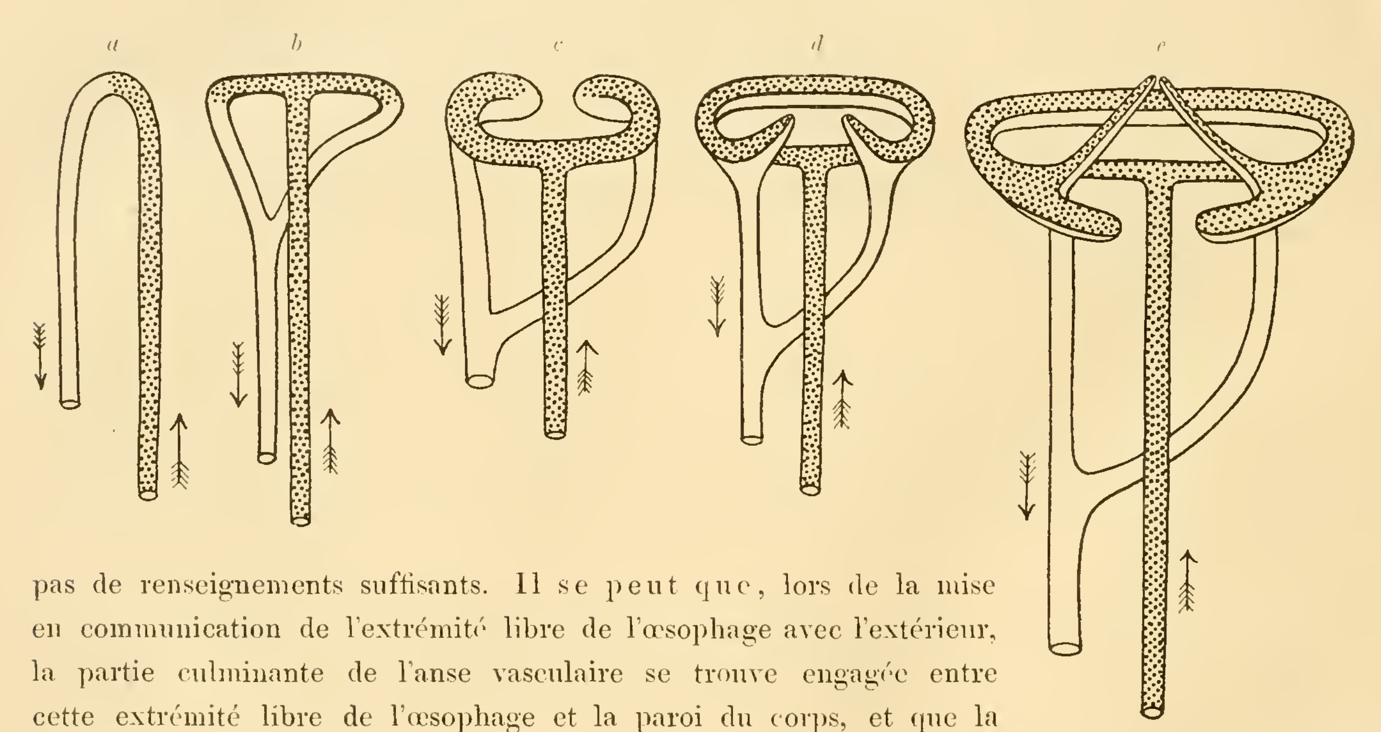
Régénération de l'appareil circulatoire lophophoral.

Bien que je n'aie pas fait de cette question une étude complète et approfondie, j'ai pourtant pu établir la succession des stades que traverse, lors de la régénération, le système sanguin de l'extrémité supérieure. Ces stades sont représentés par les schémas de la page suivante.

La chute de l'extrémité supérieure coupe en travers les deux vaisseaux longitudinaux du tronc, le vaisseau médian ou afférent (ascendant) et le vaisseau latéral ou efférent (descendant), ce dernier en dessous de sa bifurcation. Malgré cela, il ne se produit qu'une hémorragie insignifiante, les bouts libres des vaisseaux s'étranglant apparemment, de façon à empêcher l'écoulement du sang. Au bout de très peu de temps — quelques heures — les extrémités libres des deux vaisseaux se rejoignent et se soudent, le sang se remettant à circuler, montant régulièrement par le vaisseau médian et descendant par le vaisseau latéral. Schultz (03[1]) a également constaté ce phénomène, dont il fait à bon droit remarquer qu'il ne constitue pas une régénération, mais une simple réparation (p. 410). Mais cette réparation, toute simple qu'elle soit, n'en permet pas moins une circulation, le rétablissement de celle-ci étant préalable et sans doute nécessaire aux processus régénérateurs proprement dits, tant du système sanguin lui-même que des autres organes. D'après mon expérience, une fois la circulation rétablie, elle ne cesse plus, et va seulement en se compliquant, de pair avec la reconstitution de l'extrémité supérieure. Schultz, au contraire, après avoir constaté la réparation rapide du circuit sanguin, dit que, à son stade C, le vaisseau médian se termine par un bout libre, ce qui suppose que son union avec le vaisseau latéral se soit rompue! Le vaisseau latéral est d'ailleurs

maintenant représenté comme partagé en ses deux branches, bifurquées l'une et l'autre et destinées à se mettre, ou plutôt remettre, en communication avec le vaisseau médian. Je ne puis que maintenir mon assertion contradictoire, et que des observations même superficielles permettent de vérifier, savoir que, une fois la circulation rétablie, une fois l'union opérée entre les deux vaisseaux longitudinaux, la circulation, et partant l'union, se maintient.

A la suite de la réparation qui a réuni les bouts libres des deux vaisseaux longitudinaux, ces deux vaisseaux passent directement l'un dans l'autre en décrivant une simple courbure (fig. *a*). Une première complication consiste en ce que la communication se fait bientôt par l'intermédiaire d'un anneau vasculaire, sur la formation duquel je n'ai malheureusement



pas de renseignements suffisants. Il se peut que, lors de la mise en communication de l'extrémité libre de l'œsophage avec l'extérieur, la partie culminante de l'anse vasculaire se trouve engagée entre cette extrémité libre de l'œsophage et la paroi du corps, et que la perforation buccale amène la transformation en anneau de l'anse vasculaire. Toujours est-il qu'un peu plus tard l'anneau ne se présente pas sous la forme d'un cercle entourant simplement l'œsophage, mais qu'il se compose d'une branche postérieure, horizontale, formant la barre du T afférent, et de deux branches antérieures, convergentes, formant les deux branches de l'Y efférent, ces deux branches se continuant avec les extrémités de la barre du T afférent (fig. *b*). Cette continuité s'opère suivant les parties postéro-latérales de l'œsophage. De part et d'autre du plan médian, maintenant, le point de continuité du vaisseau afférent avec le vaisseau efférent est reporté de plus en plus en avant, sur les côtés de l'œsophage, puis en dedans, en avant de lui (fig. *c*), à la rencontre de celui de l'autre côté. Il se forme ainsi deux anses vasculaires de plus en plus étendues, dont les deux branches sont étroitement appliquées l'une sur l'autre, la branche afférente étant supérieure, et la branche efférente inférieure. Ces deux anses finissent par se rencontrer par leur sommet, en avant de l'œsophage;

elles se soudent, les branches afférentes se mettant en communication l'une avec l'autre, tandis que les branches efférentes font de même, toute communication directe cessant d'exister entre l'arc afférent et l'arc efférent ainsi constitués (fig. *d*). L'œsophage est donc maintenant entouré, en avant et sur les côtés, par un double vaisseau, qui n'est autre que le vaisseau lophophoral. En même temps que se rencontrent, en avant de la bouche, les deux moitiés du vaisseau lophophoral, partent, des extrémités de la barre du T afférent et de celles des deux branches de l'Y efférent, deux ébauches en cul-de-sac, intimement appliquées l'une contre l'autre et se portant en avant, en dedans et en haut, cela de chaque côté du plan médian (fig. *d*). Ce sont les deux branches postérieures du vaisseau lophophoral. Ces deux branches, constituées, comme toutes les parties du vaisseau lophophoral, de deux espaces superposés, vont à la rencontre l'une de l'autre, mais, bien qu'elles se rapprochent fortement, en arrière de la bouche, elles ne se rejoignent jamais, le vaisseau lophophoral étant interrompu en arrière, et ne constituant nullement un anneau, ainsi qu'on l'avait généralement décrit jusqu'à présent, voyant à tort dans la barre du T afférent la partie postérieure de cet anneau.

Une complication ultérieure consiste en la formation des diverticules vasculaires, dont la position répond aux deux cornes du lophophore. Ces diverticules ne tardent pas à devenir les portions les plus volumineuses du vaisseau lophopboral; elles aussi sont composées d'un espace afférent, supérieur, et d'un espace efférent, inférieur (fig. *e*).

La régénération des vaisseaux tentaculaires se fait dans le même ordre que la réapparition des tentacules, et, particularité intéressante, précède cette réapparition. Les vaisseaux tentaculaires se forment tout d'abord sur les deux moitiés, non encore réunies, de la portion antéro-latérale du vaisseau lophophoral. Les vaisseaux tentaculaires bourgeonnent sur le vaisseau lophophoral, suivant la cloison qui sépare les deux espaces, afférent et efférent, qui le composent, et ils sont constitués par un diverticule de chacun de ces espaces. Mais ces diverticules, intimement juxtaposés, ne restent séparés que sur une très petite distance: ils ne tardent pas à se fondre en un seul vaisseau, le vaisseau tentaculaire, indivis dans la plus grande partie de sa longueur.

Je ne me dissimule pas que mon exposé de la régénération du système sanguin lophophoral, borné aux grands traits du phénomène, est insuffisant, mais, tel qu'il est, j'ai cru devoir le donner, afin d'attirer l'attention sur une question intéressante, nullement résolue, d'après moi, par les recherches de Schultz (03[1]). A mon sens, toute l'histoire de la régénération des *Phoronis* est d'ailleurs à reprendre dans une étude spéciale.

Régénération reproductrice de *Ph. Kowalevskyi.*

Les *Ph. Kowalevskyi* — d'après moi simple variété de *Ph. hippocrepia* — ne sont connues que dans le port de Naples, et cela depuis l'époque où Kowalevsky (67) les y a observées, c'est-à-dire depuis 40 ans, et toujours exactement au même endroit, dans un habitat extrêmement localisé. Comment se maintiennent les colonies de cette forme? L'hypothèse la plus simple serait sans doute celle d'après laquelle les larves, chaque année, viendraient se

fixer sur les anciennes colonies, et c'est effectivement l'hypothèse que fait Ikeda (01) pour le cas, tout à fait analogue, de *Ph. Ijimai.*

Deux ordres de faits rendent pourtant bien invraisemblable que cette hypothèse soit réalisée chez *Ph. Kowalevskyi.* D'abord, il est impossible de trouver des Actinotroques se rapportant à cette espèce dans le port de Naples; ce qui a même conduit Kowalevsky à mettre en doute que le développement de sa *Phoronis* comportât un stade Actinotroque! Mais, en réalité, les jeunes larves de *Ph. Kowalevskyi* qui, pendant une grande partie de l'année, sont journellement mises en liberté par millions, ont déjà les caractères de jeunes Actinotroques (fig. 18, Pl. 11), et la suite de leur développement (fig. 19 et 20, Pl. 11) montre qu'elles sont appelées à subir la même métamorphose que les autres espèces. Dans ces conditions, il est extrêmement étrange de ne pas trouver, couramment, des Actinotroques de *Ph. Kowalevskyi* dans l'Auftrieb de la Baie de Naples, d'autant plus qu'il n'est guère vraisemblable que ces larves se tiennent au fond de la mer, étant donné que, non seulement l'adulte est nettement littoral et vit à fleur d'eau, mais qu'elles nagent elles-mêmes à la surface, tout en manifestant un héliotropisme positif assez net, pendant les premiers temps de leur vie libre. Pourtant, si les larves étaient entraînées par les courants, et poursuivaient leur développement à la surface, ce qui suppose une vie libre de plusieurs semaines au moins, il semble que ces larves devraient être communes dans l'Auftrieb de la Baie de Naples. Or, le fait est que ces larves ne se trouvent pas dans cet Auftrieb, d'où l'on peut au moins conclure qu'elles n'y sont pas fréquentes, comme devraient l'être des larves capables de repeupler régulièrement les colonies dont elles sont issues. Je crois, pour autant que soit justifiée une supposition basée sur un fait négatif, que la grande majorité des larves de *Ph. Kowalevskyi* périssent peu après leur libération, probablement parce qu'elles ne trouvent pas dans le port de Naples des conditions favorables d'existence. En tout cas, quand bien même beaucoup d'entre elles seraient entraînées au large et disséminées par les courants, au point qu'il soit pratiquement impossible de les retrouver, il est presque absurde de supposer qu'elles pourraient revenir en masse à leur point de départ.

Un autre fait, positif celui-ci, qui vient à l'appui de l'idée d'après laquelle les colonies de *Ph. Kowalevskyi* se maintiendraient indéfiniment par elles mêmes, c'est que, conformément à l'observation de Cerfontaine (02, p. 262), il existe, chez elles, une régénération spontanée, que cet auteur qualifie d'annuelle. Cerfontaine a, en effet, constaté que, quand les colonies paraissent mortes, les tubes n'en renferment pas moins toujours des fragments d'individus en voie de régénération. Les observations de Cerfontaine ont été faites pendant l'été, moment auquel les colonies de *Ph. Kowalevskyi* subissent une dégénérescence allant jusqu'à donner, à première vue, l'apparence d'une mort totale, dont Ikeda (01, p. 581) a admis l'intervention chez *Ph. Ijimai.* Je n'ai pas eu l'occasion d'examiner les colonies de *Ph. Kowalevskyi* en été, mais bien d'octobre à juillet, et, à tout moment de cette longue période, j'ai constamment trouvé les colonies peuplées de nombreux animaux, dont l'état de développement variait, il est vrai, d'une saison à l'autre. En hiver, de décembre à mars, les

animaux sont pour la plupart petits, voire même minuscules, et sans embryons, tandis qu'au printemps et en automne, à côté de colonies formées de petits individus, il s'en trouve, en plus grand nombre, qui sont peuplées d'animaux grands et fertiles. Ces derniers ne sont évidemment que le produit de l'accroissement des petits animaux de l'hiver, mais la question est précisément de savoir ce que représentent ces petits animaux. Or, tandis que la plupart d'entre eux sont déjà dans un état de développement qui ne permet pas de décider s'ils dérivent ou non directement d'une larve, il s'en trouve toujours qui établissent toute la série des stades de la régénération, à partir d'un corps ovoïde à peine allongé, manifestement fragment d'un animal préexistant.

On trouve, dans un même tube, à la suite les uns des autres, plusieurs fragments en voie de régénérer chacun un individu complet, ces différents fragments provenant, selon toute apparence, d'un adulte ancestral unique, habitant, avant sa fragmentation, à lui seul le tube en question. Les fragments en voie de régénération varient considérablement de dimensions et de proportions, comme le montre la comparaison des fig. 11 et 12, Pl. 8, les plus petits ne mesurant guère plus d'un demi-millimètre de long, tandis que les plus grands dépassent 2 ou 3 mm. Les fragments ne présentant encore aucune indication du lophophore ne sont pas rares, et il semble bien qu'ils puissent rester fort longtemps au repos sous cette forme; mais on observe aussi tous les stades de la régénération du lophophore (fig. 11 et 12, Pl. 8).

La régression des colonies, telle que Cerfontaine (02) l'a observée en été, suivie d'une régénération des fragments survivants, constitue un phénomène d'estivation. Rien n'indique que cette régénération, si elle assure le maintien des colonies, soit reproductrice, c'est-à-dire ait pour conséquence une augmentation du nombre des animaux; le contraire est même vraisemblable. En ce qui concerne, par contre, la régénération, également spontanée, qui se produit pendant tout le reste de l'année, et plus activement en hiver, elle est certainement reproductrice, puisqu'elle consiste essentiellement en un fractionnement des animaux préexistants en autant d'animaux nouveaux. Cela étant, il y a, selon moi, tout lieu d'admettre que cette régénération reproductrice permanente, quoique particulièrement active en hiver, suffit à maintenir indéfiniment les colonies, hypothèse à laquelle Cerfontaine (02) est d'ailleurs déjà arrivé en se fondant sur la seule connaissance de la régénération estivale. Cet auteur aussi considère comme bien peu probable que les colonies de *Ph. Kowalevskyi* puissent être repeuplées par des larves revenues à leur point de départ.

Comme je l'ai mentionné incidemment ci-dessus, Ikeda (01) admet que les colonies de *Ph. Ijimai* (espèce peu distincte de *Ph. hippocrepia* = *Ph. Kowalevskyi* meurent entièrement chaque été, et il rapporte de petits animaux trouvés sur les colonies décomposées à des larves revenues par hasard se métamorphoser sur ces vieilles colonies (p. 581); de sorte que l'auteur japonais est disposé à admettre l'existence d'une génération annuelle chez les *Phoronis*.

C'est là une opinion à laquelle je ne puis me rallier, non seulement parce qu'il me

paraît mal établi que les jeunes animaux trouvés par IKEDA sur les colonies décomposées aient été produits par des larves plutôt que par régénération, comme l'a observé CERFONTAINE, mais surtout parce qu'une colonie de *Ph. gracilis*, placée en aquarium à Helgoland en août 1902, s'y est maintenue pendant trois ans, après quoi elle a été perdue de vue, alors qu'elle était encore en pleine prospérité.

III. Systématique.

Le genre *Phoronis* est trop spécialisé, trop isolé, et l'accord sur ses affinités est trop loin d'être accompli, pour qu'il ne soit pas nécessaire de lui faire constituer, à lui seul, un groupe plus important, au moins un ordre distinct, pour lequel le nom de Phoronidea, plusieurs fois employé déjà, est tout indiqué.

Phoronidea.

Syn.: Gephyrea tubicoli, Claus, 1872.
Polyzoa vermiformia, Lankester, 1883.
Tentaculifères hématobrachiés, Roule, 1893.
Diplochorda, Masterman, 1896.
Axobranches vermiformes, Delage & Hérouard, 1897.

Genre unique: *Phoronis*, Wright, 1856.
[*Crepina*, P. J. v. Beneden. 1858.]

1. *Ph. hippocrepia*[1]), Wright, 1856.

WRIGHT (56[1], 56[2]), ALLMAN (57), DYSTER (58), GIARD (78[1]), GARSTANG (91, 92).

---

1) Les Anglais ont l'adjectif «hippocrepian» (Polyzoa), et c'est évidemment de là que WRIGHT (56[1]) a tiré le nom spécifique *hippocrepia*, l'employant adjectivement, au féminin. ROULE (00[2]) a appliqué la forme, éthymologiquement plus correcte, *hippocrepis*, tandis que l'on trouve chez GIARD (Les origines de l'amour maternel, in Bull. Inst. Gén. Psych. Paris 5e Année no 1 1905 p. 9) la forme *hippocrepina*. Je m'en tiens à la forme première, *hippocrepia*, qui est la plus usitée.

1bis. *Ph. Kowalevskyi*, Benham, 1889.

Syn. *Ph. hippocrepia*, Kowalevsky (67), Foettinger (82).
Ph. cæspitosa, Cori (89).

Fig. 7, Pl. 1.

Kowalevsky (67), Benham (89), Cori (89[1], 90).

Je ne puis que traiter ensemble *Ph. hippocrepia* et *Ph. Kowalevskyi*. En effet, ayant étudié comparativement, tant au point de vue de l'anatomie de l'adulte que du développement embryonnaire, sur le vivant et en coupes, *Ph. hippocrepia*, de Wimereux et de Plymouth, et *Ph. Kowalevskyi*, de Naples, il m'a été absolument impossible de trouver une différence quelconque entre les deux formes; les adultes sont identiques de part et d'autre, de même que les embryons qu'ils portent dans leur lophophore. Mais il y a entre les deux formes une différence éthologique importante: *Ph. hippocrepia* est perforante, tandis que *Ph. Kowalevskyi* est incrustante.

Wright (56[2]) a déjà parlé de *Ph. hippocrepia* comme «inhabiting the stone». Dyster (58) a observé la même espèce, logée dans un «hard limestone» et Giard (78[1]) précise en disant que, à Wimereux, elle perfore des pierres très dures de grès schisteux kimmeridgien. Garstang (91), par contre, dit des tubes de ces *Phoronis* qu'ils étaient «attached in crevices of some of the stones» (à Plymouth). Pourtant, des exemplaires de *Ph. hippocrepia* que j'ai reçus de Plymouth étaient parfaitement logés dans l'intérieur d'un morceau de pierre, et j'ai pu m'assurer, à Wimereux, que les *Ph. hippocrepia* qui se rencontrent en cette localité sont indubitablement perforantes. Les pierres qu'elles habitent sont, d'après ce que m'a dit Mr le Professeur Giard, du grès portlandien; bien que très dures, j'ai constaté qu'elles se dissolvent aisément par les acides, même fortement dilués. A Tatihou (Manche), où se rencontre également *Ph. hippocrepia* [Hartlaub (04)], j'ai su par une communication de Mr le Dr Malard, que cette *Phoronis* y habite des blocs de craie blanche, importés d'ailleurs, et employés à la construction des murs d'huîtrières.

Ph. hippocrepia, forme des côtes d'Angleterre et de France, habite la région qui découvre au moment des grandes marées. C'est, d'après Giard (78[1]), la zone qui précède immédiatement celle des Laminaires, et qui est caractérisée par la présence des *Bugula;* les *Phoronis* s'y trouvent en compagnie d'un Annélide, *Leucodora* (*Polydora*) *ciliata* Johnst. Dyster (58) les a également observées associées à des Annélides perforants. Wright (56[2]) les a trouvées logées dans une pierre portant des *Caryophyllia*, tandis que, d'après ce que m'écrit M. Malard, les *Phoronis* de Tatihou s'y rencontrent dans des blocs de craie également perforés par des Cliones, des Annélides et des *Gastrochæna*.

Ph. hippocrepia habite donc des pierres calcaires, qu'elle perfore, évidemment par dissolution chimique, de canaux sinueux et enchevêtrés, tapissés par un tube membraneux émergeant légèrement à la surface. De nombreux animaux sont associés en colonie.

Ph. Kowalevskyi, par contre, forme des colonies incrustantes, constituées par la réunion,

en masse compacte, de multiples animaux, dont les tubes entrelacés ne laissent que fort peu d'espace entre eux. Ces colonies ne sont connues que dans le port de Naples, et cela depuis quarante ans. Elles se trouvent uniquement dans l'arrière port (Porto piccolo), servant d'Entrepôt à la Douane, et tout spécialement dans le chenal couvert par lequel ce petit bassin communique avec l'extérieur. Les colonies de *Ph. Kowalevskyi*, dont l'épaisseur varie de quelques millimètres à un centimètre ou deux, ont une étendue en surface variant entre les dimensions d'une pièce de monnaie et celles d'une assiette, des centaines ou des milliers d'individus pouvant être ainsi associés. A marée basse, elles se trouvent à portée de la main, à moins d'un mètre de profondeur, principalement à la face postérieure des pilotis protégeant les murs des quais contre les chocs des embarcations, mais aussi sur ces murs eux-mêmes. De nombreux animaux vivent mêlés aux colonies de *Ph. Kowalevskyi*: Actinies, Ascidies (*Clavelina* et *Ciona*), Annélides divers, etc. Parmi les Annélides, *Polydora ciliata* mérite une mention spéciale. En effet, cette espèce qui, sur les côtes de la Manche, vit associée à *Ph. hippocrepia* et perfore les mêmes pierres calcaires qu'elle, se retrouve, à Naples, associée à *Ph. Kowalevskyi*, ni l'Annélide ni la *Phoronis* n'étant ici perforants. On sait d'ailleurs que, en un même endroit, *Polydora ciliata* peut être perforante ou non, tout simplement selon la nature du support qui lui donne asile.

Kowalevsky (67), lorsqu'il publia ses recherches sur l'anatomie et le développement de *Phoronis*, rapporta l'espèce du port de Naples, sur laquelle avaient été faites ses études, à *Ph. hippocrepia* Wright, et Foettinger (82) s'en tint à la même détermination.

Mais, en 1889, simultanément quoique indépendamment l'un de l'autre, Benham (89) et Cori (89[1]) considérèrent la *Phoronis* du port de Naples comme différant spécifiquement de *Ph. hippocrepia*, et ces auteurs introduisirent pour elle, le premier, le nom de *Ph. Kowalevskyi*, et le second celui de *Ph. cæspitosa*; mais Cori a, l'année suivante (90), retiré ce dernier nom pour adopter celui de *Ph. Kowalevskyi* Benham. D'après ce qu'il dit lui-même, c'est à l'instigation de Caldwell que Benham (89) a établi *Ph. Kowalevskyi*, mais les diagnoses publiées par Benham, tant de *Ph. hippocrepia* que de *Ph. Kowalevskyi* sont bien loin de démontrer qu'il s'agisse là de deux espèces distinctes, et je ne puis qu'émettre la même opinion au sujet des diagnoses données par Cori (90). Je pense que, ni Caldwell, ni Benham (89), ni Cori (90) n'ont pu comparer des exemplaires de *Ph. hippocrepia*, forme perforante des côtes de la Manche, avec les exemplaires de la forme incrustante du port de Naples, et qu'ils ont dû s'en rapporter aux descriptions de Wright (56[2]) et de Dyster (58), insuffisantes pour décider si la *Phoronis* de Kowalevsky est ou non différente de *Ph. hippocrepia*. Comme je l'ai déclaré dès le début, je considère que la *Phoronis* du port de Naples n'est pas différente spécifiquement de *Ph. hippocrepia*. Je ne vois, dès lors, dans *Ph. Kowalevskyi*, rien de plus qu'une variété locale, incrustante au lieu de perforante, de *Ph. hippocrepia*. Toutefois, pour la facilité du langage, je conserverai le nom de *Ph. Kowalevskyi* pour distinguer la forme incrustante de la forme perforante, *Ph. hippocrepia*.

Dimensions de l'animal. Wright (56[2]) indique, pour *Ph. hippocrepia*, une longueur

de 15 mm., avec une épaisseur de 0,25 mm.; tandis que Dyster (58) donne, pour la longueur, une dimension variant de 1,5 mm. à 7,5 mm. En ce qui concerne *Ph. Kowalevskyi*, Cori (90) indique une longueur de 3 à 3,5 mm., avec une épaisseur de 0,5 à 1 mm.; tandis que, d'après Benham (89), la longueur ne dépasse que rarement 24 mm. (un pouce anglais).

En réalité, les dimensions des animaux, tant de la forme perforante que de la forme incrustante, varient énormément, non seulement d'une saison à l'autre, suivant l'état de la colonie (p. 171), mais aussi, dans une même colonie, d'un individu à l'autre. A partir de 1 mm. et même moins (fig. 11, Pl. 8), on trouvera toutes les dimensions intermédiaires jusqu'au maximum atteint, d'ailleurs très difficile à déterminer exactement, mais qui me paraît être, chez l'une et l'autre forme, 30 à 40 mm., l'épaisseur, chez de grands exemplaires, pouvant dépasser 0,5 mm. dans la plus grande partie du tronc et atteindre 1 mm. dans la région de l'ampoule.

Les tubes habités par ces *Phoronis* étant toujours très sinueux et enchevêtrés, il est extrêmement difficile de les isoler complètement. Y réussit-on, qu'ils gardent d'ailleurs leurs sinuosités, de sorte qu'on ne peut les mesurer que très approximativement. On comprend que les difficultés sont particulièrement grandes lorsqu'il s'agit de la forme perforante, logée dans des pierres parfois fort dures. Il n'en est pas moins vrai que j'ai pu m'assurer que les *Ph. hippocrepia* de Wimereux sont de dimensions au moins égales à celles de *Ph. Kowalevskyi*, alors que les données antérieures étaient de nature à faire croire que la seconde forme serait de dimensions doubles de celles de la première.

Tube. Les dimensions des tubes sont un peu supérieures à celles des animaux eux-mêmes. Leur longueur va au delà de 40 mm.; leur épaisseur est de 1 mm.

D'après Wright, le tube de *Ph. hippocrepia* est membraneux et transparent, tandis que Dyster l'a trouvé incrusté de vase. Quant au tube de *Ph. Kowalevskyi*, Benham le qualifie de «chitineux (?)» et recouvert de sable; Cori l'a décrit comme membraneux, coloré en brun par un dépôt de vase.

Je crois que c'est en qualifiant les tubes des ces *Phoronis* de «membraneux» que l'on rendra le mieux leur nature. Ils sont très résistants; leur consistance est comparable à celle du parchemin. La sécrétion agglutinante, solidifiée, qui les constitue, est hyaline par elle-même, et ne paraît pas différer, si peu que ce soit, d'une espèce à l'autre. Mais l'extérieur du tube ne tarde pas à se couvrir d'impuretés de toute sorte, qui peuvent être, selon la nature du fond, de la vase ou du sable plus ou moins fin. Pourtant, ces particules minérales ne se trouveront guère que chez la forme perforante, localisées sur la petite portion du tube faisant saillie à la surface de la pierre hébergeant les animaux. Chez la forme incrustante, les impuretés qui recouvrent la surface de la colonie sont en grande partie des détritus organiques, au nombre desquels les excréments de l'animal entrent pour une bonne part. Il ne s'y trouve que fort peu de particules minérales, et ce n'est que tout à fait exceptionnellement que l'on y rencontre un grain de sable. Aussi ne puis-je m'expliquer comment Benham

attribue aux tubes de la *Phoronis* du port de Naples un revêtement de grains de sable, attendu qu'il ne se trouve pas de sable à l'endroit habité par cette forme.

Coloration. Chez *Ph. hippocrepia* et *Ph. Kowalevskyi*, la couleur du corps, sur le vivant, est d'un gris cendré jaunâtre, sans aucune pigmentation (fig. 7, Pl. 1).

Lophophore. Chez les grands exemplaires, le diamètre transversal du lophophore, au niveau de la base d'insertion des tentacules, atteint 1 mm. (fig. 2 et 3, Pl. 2), le diamètre antéro-postérieur ayant environ les trois quarts (de cette dimension. Mais ces proportions représentent, tant pour *Ph. hippocrepia* que pour *Ph. Kowalevskyi*, un maximum qui ne doit guère être dépassé, et au dessus duquel je n'ai, quant à moi, jamais vu s'élever aucun individu. Ces dimensions sont d'ailleurs bien supérieures, surtout pour *Ph. hippocrepia*, à ce qui avait été indiqué jusqu'à présent. C'est assez dire que le lophophore des deux formes se tient le plus souvent en dessous des dimensions qui viennent d'être indiquées.

Le nombre des tentacules est l'un des caractères auxquels on a, jusqu'à présent, attribué la plus grande valeur pour la distinction des espèces. Il varie pourtant dans de très grandes limites chez une même espèce, selon l'état de développement des exemplaires que l'on considère. Pour *Ph. hippocrepia*, Wright indique l'existence de 60 tentacules, tandis que, d'après Dyster, le nombre en varie de 16 à 86. En ce qui concerne *Ph. Kowalevskyi*, le nombre de ses tentacules varie de 70 à 90 d'après Kowalevsky, de 60 à 70, d'après Cori, tandis que, d'après Benham, il s'élève jusqu'à 100. Le maximum observé chez *Ph. hippocrepia* était donc de 86, mais j'en ai compté jusqu'à 130 (fig. 3, Pl. 3) chez cette forme (Wimereux, septembre). Chez *Ph. Kowalevskyi*, j'ai constaté que le maximum dépasse de beaucoup la centaine, indiquée par Benham, attendu que j'ai compté 126 tentacules (fig. 2, Pl. 2) chez un grand exemplaire (Naples, mai). Quand j'indique comme maximum observé par moi, le nombre de 126 tentacules pour *Ph. Kowalevskyi* et de 130 pour *Ph. hippocrepia*, je reste encore en dessous de la vérité, car, dans l'un et l'autre cas, je n'ai pas tenu compte de plusieurs tentacules en voie de formation, qui n'auraient pas manqué, peu de temps après le moment où les animaux ont été sacrifiés, d'élever encore le nombre des tentacules présents. Le maximum du nombre des tentacules, aussi bien chez *Ph. hippocrepia* que chez *Ph. Kowalevskyi*, doit donc être considéré comme de 130 au moins. Toutefois, ce n'est qu'exceptionnellement que l'on rencontrera un nombre aussi élevé, et l'on observera couramment des individus, même fertiles, ne possédant qu'une centaine de tentacules. Le nombre de ces appendices ne peut être déterminé avec exactitude que sur des coupes transversales du lophophore.

En ce qui concerne maintenant les dimensions des tentacules, on comprend qu'elles sont, de nouveau, sujettes à de grandes variations. Pour la forme *Kowalevskyi*, Cori indique une longueur de 0,81 mm. et Benham une longueur de 6 mm.! Mais je ne les ai jamais vu approcher de cette dernière dimension, et considère, tant pour la forme perforante que pour l'incrustante, que les tentacules ne dépassent guère 2 mm. de long sur 0,05 à 0,06 mm. de large.

D'après Wright et Dyster, les tentacules de *Ph. hippocrepia* sont réunis à leur base

par une membrane, que WRIGHT qualifie de membrane tentaculaire, et qui se comporte à la façon d'une membrane interdigitale. KOWALEVSKY et les auteurs qui l'ont suivi ont déjà fait remarquer que les tentacules ne sont pas unis par une membrane, mais bien soudés dans leur partie inférieure suivant $\frac{1}{\cdot}$, jusqu'à $\frac{1}{5}$ de leur longueur. Mais ce caractère paraît général à toutes les espèces connues, de sorte qu'il ne distingue aucunement *Ph. hippocrepia* (voir p. 32).

L'insertion des tentacules sur le bord du lophophore se fait, non pas suivant un plan transversal au grand axe du corps de l'animal, mais suivant un plan oblique de haut en bas et d'arrière en avant, les tentacules dont l'insertion se fait le plus haut étant ceux des deux cornes du lophophore. Ces deux cornes sont incurvées vers l'intérieur de la concavité lophophorale, l'incurvation étant d'autant plus forte que l'on se rapproche davantage du niveau où les tentacules sont indépendants (fig. 3, Pl. 2), tandis qu'elle ne se fait plus sentir en dessous du point où les tentacules débouchent dans la cavité lophophorale (fig. 8, Pl. 2). Cette incurvation des deux cornes du lophophore est la première indication de l'enroulement en volute que ces cornes subissent chez d'autres espèces, à tentacules plus nombreux. Ici, cet enroulement n'atteint pas $\frac{1}{2}$ tour de spire (fig. 3, Pl. 2). Il faut bien remarquer qu'il ne se produit que chez les grands individus, et est d'autant plus accusé que le nombre des tentacules est plus élevé.

De même que chez toutes les autres espèces, la rangée interne de tentacules est interrompue sur le plan médian, de nouveaux tentacules se formant constamment de part et d'autre de la solution de continuité de la rangée post-buccale. Les tentacules des deux moitiés, droite et gauche, de la rangée post-buccale sont fortement inclinés vers le plan médian, qu'ils croisent les uns et les autres; d'où résulte qu'ils se croisent aussi entre eux, les tentacules post-buccaux du côté droit se plaçant en arrière de ceux du côté gauche; de là l'aspect que présente une coupe transversale du lophophore passant au dessus de la base des tentacules post-buccaux (fig. 3, Pl. 2). Ce chevauchement des deux moitiés de la rangée interne de tentacules s'observe chez toutes les espèces; mais il est plus marqué chez *Ph. hippocrepia* que chez beaucoup d'autres.

Les individus bien développés possèdent — ainsi que DYSTER l'a déjà observé chez *Ph. hippocrepia*, BENHAM et CORI chez *Ph. Kowalevskyi* — une paire d'organes ciliés, occupant les deux moitiés de la concavité du lophophore, formés par un soulèvement de l'épiderme fortement épaissi (fig. 5 à 7, Pl. 2, fig. 10, Pl. 3), avec substance fibrillaire nerveuse dans la profondeur. Ces diverticules épidermiques ciliés, sensoriels (?), sont évidemment homologues aux organes que CORI (90) a fait connaître sous le nom de «Lophophororgane» chez *Ph. psammophila*, chez laquelle ils sont beaucoup plus développés (voir p. 56). Toujours est-il qu'ils ne sont en rien caractéristiques de *Ph. hippocrepia*, étant donné qu'ils se rencontrent chez la majorité des espèces, sinon chez toutes.

La papille anale porte, de part et d'autre de l'anus, les pores urinaires. Dans son intérieur sont logées les portions terminales des canaux néphridiens, dont le parcours est

horizontal, d'arrière en avant, parallèlement au plan médian (fig. 9, Pl. 2). A la surface, ces portions terminales des canaux urinaires produisent deux bourrelets saillants.

Les néphridies s'ouvrent dans la cavité du corps immédiatement en dessous du diaphragme, par deux entonnoirs chacune, dont l'un, plus grand, débouche dans la chambre anale, tandis que l'autre, plus petit, débouche dans la chambre orale de la cavité du tronc (fig. 11 et 12, Pl. 2, fig. 12 et 13, Pl. 3). L'épithélium de l'entonnoir urinaire anal se continue vers le bas en un bourrelet saillant, appliqué aux mésentères latéraux, bourrelet beaucoup plus développé en longueur, vers le bas, du côté droit que du côté gauche (fig. 13 à 16, Pl. 2, fig. 13, Pl. 3).

Le système musculaire comporte de très nombreuses fibres traversant librement la cavité lophophorale et surtout la cavité de l'épistome, mais aussi la portion supérieure de la cavité du tronc, où elles ont une direction radiaire, rattachant l'œsophage à la paroi du corps. Ces fibres, encore une fois, existent chez toutes les espèces, mais elles sont, me semble-t-il, particulièrement développées chez *Ph. hippocrepia.*

Quant à la musculature longitudinale du tronc, elle est, comme partout aussi, représentée par un certain nombre de faisceaux distincts, constitués de fibres irrégulièrement groupées, ne donnant pas, à la coupe transversale (fig. 1 et 8, Pl. 3) la figure penniforme qui se rencontre chez certaines espèces.

Le nombre des faisceaux musculaires longitudinaux varie entre 30 et 40.

La membrane basale de l'épiderme est fortement développée dans l'extrémité supérieure et constitue, dans le lophophore, une couche épaisse se continuant entre les deux feuillets du diaphragme (fig. 15, Pl. 3).

Le nerf latéral est extrêmement rudimentaire, en comparaison des proportions qu'il présente chez d'autres espèces. Pour ma part, je n'ai pas pu le reconnaître avec certitude (voir p. 52).

L'appareil circulatoire ne se caractérise par aucune disposition spéciale. Comme partout ailleurs, le vaisseau lophophoral, entièrement subdivisé en un espace afférent et un espace efférent (par rapport aux tentacules), ne forme pas un anneau complet, mais bien un fer à cheval à branches fortement incurvées en dedans, avec grands diverticules vasculaires dans les deux cornes du lophophore (fig. 2, Pl. 3). Les capillaires cœcaux sont présents sur toute la longueur du vaisseau latéral (efférent) et sont relativement nombreux (fig. 1, Pl. 3).

Les globules sanguins (fig. 13 à 15, Pl. 7) mesurent de 8 à 10 μ chez *Ph. hippocrepia* et de 9 à 12 μ chez *Ph. Kowalevskyi* (voir p. 102).

Les organes sexuels ♂ et ♀ se développent simultanément chez un même individu, sur les capillaires cœcaux de la région inférieure (ampoule), dans la chambre orale gauche, le testicule en avant (oralement) de l'ovaire (fig. 3, Pl. 3).

Le développement embryonnaire se fait dans la concavité du lophophore de l'adulte, qui renferme, en un même moment, un grand nombre de stades différents. Les jeunes larves, au moment où elles se libèrent, possèdent déjà les ébauches de 4 tentacules,

un lobe préoral bien développé, et une papille anale proéminante, en un mot, tous les caractères de jeunes Actinotroques (fig. 18, Pl. 11). Mais, pas plus pour *Ph. hippocrepia* que pour *Ph. Kowalevskyi*, on ne connaît les stades ultérieurs de leurs larves. Il n'est pourtant pas douteux que celles-ci soient appelées à subir une métamorphose analogue à celle de toutes les espèces connues, des stades obtenus par élevage (fig. 19 et 20, Pl. 11) montrant que le développement post-embryonnaire de cette forme est le même que partout ailleurs; mais on ne connaît pas — tout au moins n'a-t-on pas identifié — les Actinotroques de *Ph. hippocrepia* et *Ph. Kowalevskyi*.

* *

Ikeda (01, p. 584) s'est déclaré incapable de découvrir en quoi *Ph. hippocrepia* et *Ph. Ijimai* peuvent se distinguer, et cette déclaration est d'autant plus digne d'attention que l'auteur japonais a directement comparé les deux formes, et non pas seulement l'une d'elles avec les descriptions de l'autre. En ce qui me concerne, force m'est de me contenter de la description sommaire publiée par Oka (97) de sa *Ph. Ijimai*, à laquelle Ikeda (01) a ajouté quelques renseignements. D'après cela, je ne puis que reconnaître que *Ph. Ijimai* est, pour le moins, très voisine de la variété incrustante de *Ph. hippocrepia*, autrement dit de *Ph. Kowalevskyi*. *Ph. Ijimai* forme des colonies absolument semblables à celles de *Ph. Kowalevskyi*. Quant à la longueur des animaux, elle est, d'après Oka (97), de 40 mm. chez *Ph. Ijimai*, ce qui correspond exactement au maximum que j'ai admis pour *Ph. Kowalevskyi*, tandis que, d'après Ikeda (01), elle est de 60—100 mm. chez la forme japonaise. Le nombre des tentacules, pour lequel j'ai indiqué un maximum de 130 au moins chez *Ph. hippocrepia* et *Ph. Kowalevskyi* est, chez *Ph. Ijimai*, de 150 d'après Oka et de 200 à 210 d'après Ikeda. La longueur des tentacules, de 2 mm. chez *Ph. Kowalevskyi* [6 mm. d'après Benham (89)] est de 2 mm. aussi chez *Ph. Ijimai*, d'après Oka, et de 5 mm. d'après Ikeda. Aucune différence anatomique n'ayant été mise en évidence entre *Ph. hippocrepia-Kowalevskyi* et *Ph. Ijimai*, les deux «espèces» ne peuvent donc être distinguées, actuellement, que par la taille et le nombre des tentacules, notablement plus élevé chez la forme japonaise que chez la forme européenne; mais il est clair que cette différence, s'il se vérifiait qu'elle est la seule, ne permettrait pas de maintenir *Ph. Ijimai* comme espèce distincte: de même que j'ai été conduit à considérer *Ph. Kowalevskyi* comme une simple variété éthologique de *Ph. hippocrepia*, il faudrait voir, dans *Ph. Ijimai*, une seconde variété de la même espèce. La forme incrustante de Naples ne différerait de la forme incrustante de Misaki que par une taille moindre et un moindre nombre de tentacules.

2. *Ph. Ijimai*, Oka, 1897.

Oka (97), Ikeda (01).

Espèce très voisine, sinon identique, de *Ph. hippocrepia*, et surtout de sa variété incrustante, *Ph. Kowalevskyi* (voir ci-dessus).

3. *Ph. australis*, Haswell, 1882.

Haswell (82, 84), Benham (89), Ikeda (02).

Espèce commensale d'un Cérianthe.

«Quite different from *Ph. Ijimai* Oka» [Ikeda (02, p. 115)].

4. *Ph. Buskii*, McIntosh, 1881.

Mc Intosh (81. 88), Masterman (00).

«. . . I have not the slightest doubt that this is a distinct species from *Ph. australis* — it has been usual [?] to regard the distinction between these two forms as not of specific value» [Masterman (96[1]), p. 59].

*

Les espèces énumérées jusqu'à présent, *Ph. hippocrepia*, *Ph. Kowalevskyi*, *Ph. Ijimai*, *Ph. australis* et *Ph. Buskii*, forment un groupe naturel, présentant un ensemble de caractères communs, tels que: l'enroulement en volute plus ou moins prononcé des deux cornes du lophophore; la forme des organes lophophoraux; les néphridies à deux entonnoirs cœlomiques; les muscles longitudinaux du tronc formant des faisceaux non penniformes à la coupe transversale; le développement simultané des organes sexuels ♂ et ♀.

L'espèce suivante paraît occuper une position intermédiaire.

5. *Ph. pacifica*, Torrey, 1901.

Torrey (01).

* * *

Viennent ensuite trois espèces qui ont été décrites à peu près en même temps, et qui se trouvent être extrêmement voisines, *Ph. psammophila*, *Ph. Sabatieri* et *Ph. architecta*. Toutes trois habitent des tubes isolés, incrustés de sable, et sont de taille à peu près semblable. Elles ont même lophophore, à cornes non enroulées, et mêmes organes lophophoraux. Mêmes néphridies. Mêmes faisceaux musculaires longitudinaux, penniformes à la coupe transversale. Même dioïcité (ou protérandrie).

6. *Ph. Sabatieri*, Roule, 1889.

Roule (89).

Cette *Phoronis* est si semblable à *Ph. psammophila* que Roule (00[2], p. 215) lui même paraît avoir douté qu'elles soient différentes. Dans ces conditions, je crois préférable de les traiter simultanément.

7. *Ph. psammophila*, Cori, 1889.

Fig. 1 à 6, Pl. 1.

Cori (89[1], 90), ? Haswell (93).

Ph. psammophila est une espèce du petit Pantano, à Faro (Messine), découverte par Hatschek, dénommée et décrite par Cori.

Haswell croit l'avoir retrouvée à Port Jackson (Nlle Galles du Sud), mais la légitimité de son identification me paraît fort douteuse. [Haswell dit, en effet, de cette *Phoronis*, qu'elle était «growing thickly over empty mussel shells . . . Tubes . . . closely twisted together . . . and there are no sand-grains affixed to the tubes; the number of tentacles is greater (about 100)».]

Depuis quelques années, on trouve *Ph. psammophila* dans la Baie de Naples, et ce sont surtout ces animaux que j'ai étudiés. Pourtant, j'ai eu l'avantage de pouvoir utiliser un nombreux matériel de Faro (Messine), conservé à mon intention par Mr le Dr Lo Bianco (mai 1903). Les exemplaires de Naples et de Faro s'accordent bien entre eux, ainsi qu'avec la description de Cori.

Quant à *Ph. Sabatieri*, j'ai fait une ample moisson de cette forme dans la localité même où Roule (89) l'a recueillie, c'est-à-dire dans l'Etang de Thau, à Cette. D'autre part, mis en éveil par la présence, dans les Lacs de Fusaro et de Lucrino, près de Naples, d'Actinotroques semblables à celles de l'Etang de Thau, j'y ai recherché les animaux adultes, et ai été assez heureux pour les découvrir dans le Lac Lucrino. Les animaux de ce tout petit bassin, bien que présentant certaines différences avec ceux de l'Etang de Thau, me paraissent devoir se ranger sous le même nom de *Ph. Sabatieri*.

Tube. *Ph. psammophila* et *Ph. Sabatieri* habitent des tubes isolés, membraneux et rigides, généralement rectilignes. Dans leur station naturelle, ces tubes sont enfoncés verticalement dans le fond meuble qui les héberge, sable plus ou moins grossier et plus ou moins vaseux. Ces tubes ne sont, en vérité, que l'expression extérieure du trou habité par chaque *Phoronis*, trou maintenu par une sécrétion solidifiée, ayant agglutiné extérieurement les particules que le hasard à mis en contact avec elle. Il en résulte que, lorsqu'on drague les animaux, l'extérieur du tube se trouve entièrement couvert de corps étrangers, qui peuvent varier davantage chez une même espèce, d'un endroit à l'autre, que chez des espèces différentes habitant des fonds semblables.

D'après Roule (89) la plupart des *Ph. Sabatieri* vivent fixées sur des coquilles vides de *Tapes*. Ce cas est effectivement fréquent dans l'Etang de Thau, dont le fond renferme par endroits des quantités énormes de ces coquilles, mais les tubes appliqués contre ces coquilles n'en sont pas moins incrustés de sable sur toute leur surface libre. Les *Phoronis* du Lac Lucrino se présentent avec un tube recouvert de particules minérales qui ne sont autres que de la cendre volcanique.

Les *Ph. psammophila* de Naples habitent un fond vaso-sablonneux, d'où résulte que leurs

tubes sont généralement bien rectilignes, incrustés de sable seulement et indépendants les uns des autres. Ils peuvent aussi se rencontrer adhérents à des coquilles; la fig. 3, Pl. 1, en montre six exemplaires réunis sur une valve de *Solen*.

A différentes reprises, j'ai observé deux animaux logés dans un même tube, émergeant côte à côte (fig. 4*a*, Pl. 1).

Les *Ph. psammophila* se trouvent, à Naples, en compagnie de nombreux Annélides tubicoles, parmi lesquels je puis citer: *Branchiomma Köllikeri*, *Ammochares filiformis*, *Thelepsavus costarum*, *Ranzania sagittaria*, *Lanice conchilega*, *Diopatra neapolitana*. Les tubes des *Ranzania* sont ceux qui ressemblent le plus à ceux des *Phoronis*, et il serait possible de les confondre au cours d'un examen superficiel. Quant aux *Ammochares*, ils méritent aussi une mention, parce que je les ai également rencontrés, à Cette, avec *Ph. Sabatieri*, et à Helgoland, avec *Ph. Mülleri*.

Les *Ph. psammophila* de Faro offrent, quant au revêtement de leurs tubes, un aspect tout différent de ceux de Naples. Cori les qualifie de «rasenbildend», les vieux «gazons» atteignant une épaisseur de 5—8 cm. (90, p. 505). Les exemplaires de Faro dont je dispose sont logés dans des tubes, non pas rectilignes, mais plus ou moins sinueux, irrégulièrement incurvés. Ils sont incrustés de particules minérales qui méritent plutôt le nom de gravier que de sable. Les *Phoronis* s'enfonçant dans la vase chargée de ce sable très grossier, rencontrent à tout instant des particules volumineuses qui font dévier le tube de la ligne droite, ce qui augmente pour les animaux les chances d'entrer en contact et de voir leurs tubes se souder extérieurement. En outre, il arrivera fréquemment qu'une même particule de gravier adhère à plusieurs animaux différents, d'où nouvelles connexions indirectes entre eux. Pour peu que les animaux soient serrés, il y aura suffisamment de ces adhérences pour que les tubes forment une seule masse avec les plus grosses particules du sable dans lequel ils sont réunis, d'où la formation de ce que Cori a comparé à un gazon.

Les dimensions des tubes sont, chez *Ph. psammophila* de Naples, de 30 à 100 mm., en moyenne 50 mm. environ, pour la longueur, l'épaisseur dépassant parfois 1 mm.. mais étant généralement très voisine de cette dimension.

Les tubes de *Ph. Sabatieri* mesurent, d'après Roule, 60 à 70 mm. en moyenne et 90 à 100 mm. au maximum, en longueur, avec un diamètre extérieur de 1,5 à 2 mm. Je ne puis que confirmer ces données relatives aux *Phoronis* de l'Etang de Thau, dont les tubes sont donc notablement plus grands et surtout plus gros que ceux de *Ph. psammophila*. Quant aux tubes de la *Phoronis* de Lucrino, rapportée à *Ph. Sabatieri*, je les ai trouvés de dimensions un peu inférieures à celles des exemplaires de Cette.

Dimensions des animaux. La longueur des animaux épanouis est égale et même supérieure à celle des tubes eux-mêmes, mais les animaux, lorsqu'ils se contractent, se retirent dans la partie inférieure de leur tube, dont ils peuvent alors ne plus occuper que la moitié ou même le tiers. Je présume que c'est ce qui fait supposer à Cori (90, p. 505) et à Roule (89) que les animaux n'habitent que la moitié de leur tube. Quant au diamètre du

corps des animaux, on comprend qu'il varie non seulement avec la taille des exemplaires considérés, mais aussi avec leur état de contraction ou d'extension. Les exemplaires pas trop contractés de *Ph. psammophila* atteignent rarement un diamètre de 0,5 mm. dans la région moyenne du tronc et de 1 mm. dans l'ampoule. *Ph. Sabatieri*, dans les mêmes conditions, atteint respectivement 1 mm. et 1,5 mm., c'est-à-dire des dimensions sensiblement supérieures à celles de *Ph. psammophila*. La taille des *Phoronis* de Lucrino est notablement inférieure à celle des *Ph. Sabatieri* de Cette, quoique supérieure à celle de *Ph. psammophila*.

Coloration. *Ph. psammophila*, tant de Faro que de Naples, et *Ph. Sabatieri*, tant de Cette que de Lucrino, présentent ce caractère commun de posséder une coloration extrêmement variable d'un individu à l'autre. Cette coloration consiste essentiellement en une pigmentation diffuse de l'épiderme lophophoral, continuée dans la paroi de l'œsophage, variant du jaune à l'orange et au rouge jusqu'au violet (fig. 4, *a—e*, Pl. 1). Une seconde sorte de pigment est représentée par des cellules spéciales, cellules pigmentaires typiques, libres dans le cœlome lophophoral (surtout abondantes dans les tentacules), dans lequel elles peuvent se déplacer et changer de forme. Leur pigment est blanc jaunâtre par réflexion. Il ne subsiste rien de ces différents pigments sur les animaux conservés, et, même sur le vivant, ils ne différencient en rien *Ph. psammophila* et *Ph. Sabatieri*.

Lophophore. *Ph. psammophila* et *Ph. Sabatieri* ont un lophophore à cornes non reportées en dedans et en avant. Sa largeur, à la base des tentacules, atteint 0,75 mm. chez *Ph. psammophila* et 1,10 mm. chez *Ph. Sabatieri* de Cette, son diamètre antéro-postérieur l'emportant souvent un peu sur le transversal, surtout chez la seconde forme. Celle-ci possède donc un lophophore bien plus grand que celui de *Ph. psammophila*, mais les exemplaires de Lucrino que j'ai eus à ma disposition ne dépassent guère *Ph. psammophila* sous ce rapport.

Le nombre des tentacules varie considérablement, chez une même forme, d'un animal à l'autre, mais il semble bien que le maximum en soit plus élevé chez *Ph. Sabatieri*. Roule (89) indique, pour cette espèce, 40 à 50 tentacules, tandis que, d'après Cori (90), ce nombre est de 60 à 90 chez *Ph. psammophila*. Le maximum que j'ai observé chez cette dernière forme s'élève à 106 (Naples, mai), alors que j'en ai fréquemment vu le nombre dépasser notablement la centaine chez *Ph. Sabatieri*, et observé comme maximum 134 chez cette forme (Cette, avril), nombre bien supérieur, comme on voit, à celui fourni par Roule. Chez les *Phoronis* de Lucrino, je n'ai pas compté plus de 82 tentacules, mais le nombre d'exemplaires que j'ai examinés de cette localité est insuffisant pour me permettre de donner ce chiffre comme un maximum.

D'une manière générale, on peut dire que le nombre des tentacules de *Ph. psammophila* varie, chez les exemplaires bien développés, de 60 à 100, ce dernier chiffre n'étant que bien rarement dépassé; tandis que, chez *Ph. Sabatieri* de Cette, il varie de 90 à 130.

Les exemplaires de la *Phoronis* de Lucrino que j'ai examinés avaient de 54 à 82 tentacules, c'est-à-dire qu'ils se rapprochent, sous se rapport, plus de *Ph. psammophila* que de

Ph. Sabatieri, mais ce n'en est pas moins à cette dernière forme que je crois devoir rapporter les *Phoronis* de Lucrino, on verra pourquoi plus loin (voir à système musculaire).

Les dimensions des tentacules sont de 1,5 mm. de long sur 0,06 mm. de large chez *Ph. psammophila*, d'après Cori, et supérieures d'un tiers au moins à cette dimension chez *Ph. Sabatieri* de Cette.

Organes lophophoraux. Chez toutes ces *Phoronis* se rencontrent les organes lophophoraux, dans la forme où ils ont été pour la première fois décrits par Cori chez *Ph. psammophila*, c'est-à-dire d'une paire d'organes épidermiques très proéminants, occupant la concavité du lophophore. A vrai dire, non seulement le degré de développement de ces organes varie considérablement, mais ils peuvent manquer totalement, leur présence étant même l'exception — soit qu'ils soient longtemps à se former dans les lophophores régénérés, dont il y a toujours une forte proportion, soit autre cause — de sorte qu'ils ne peuvent que fort mal intervenir au nombre des caractères spécifiques. Ces organes se rencontrent d'ailleurs sous la même forme chez plusieurs autres espèces.

Les exemplaires de *Ph. Sabatieri* et *Ph. psammophila* porteurs d'embryons entre leurs tentacules ne possèdent pas les organes lophophoraux, mais, en leur lieu et place, peut-être dérivant d'eux, une épaisse membrane épithéliale réunissant, de part et d'autre du plan médian, les tentacules de la rangée interne entre eux, et constituant des sortes de poches incubatrices (voir p. 60 et fig. 8, Pl. 4, et 7, Pl. 5).

La papille anale est, chez les deux formes qui nous occupent, très saillante (fig. 26, Pl. 4), surplombant même le ganglion nerveux situé en avant d'elle. Elle est creusée d'une dépression apicale au fond de laquelle débouche l'anus.

Les néphridies, s'ouvrant de part et d'autre de l'anus (fig. 7, Pl. 4) en même temps qu'un peu en avant et en dessous de lui, ont un seul orifice interne, constitué par un très grand pavillon cilié étalé à la face inférieure du diaphragme en même temps que sur les bords d'une ouverture que présentent, à leur partie supérieure, les mésentères latéraux. Les canaux urinaires se composent d'une courte branche descendante et d'une plus longue, en même temps que plus large, branche ascendante.

Le système musculaire ne présente de caractéristique que les faisceaux longitudinaux du tronc, très développés, et penniformes à la coupe transversale. Cette musculature est sensiblement plus développée dans la moitié gauche du corps que dans la droite.

Le nombre et la disposition des faisceaux musculaires longitudinaux peut s'exprimer, nous l'avons vu (p. 46), par une formule. Celle-ci, comme le tableau ci-après permet de s'en rendre compte, comporte une variabilité assez grande. Aussi faut-il donner une formule exprimant les limites entre lesquelles le nombre des faisceaux varie dans chacune des quatre chambres de la cavité du tronc, ou bien une formule représentant la moyenne d'un certain nombre d'observations. D'après les observations consignées en détail dans le tableau ci-contre, la formule musculaire de la *Phoronis* de Lucrino (*Ph. Sabatieri* ?) varie suivant $\frac{8-9}{5-6} \Big| \frac{8-11}{4-5}$ et répond à une moyenne s'exprimant par $\frac{9}{5} \Big| \frac{8}{5} = 27$.

Chez *Ph. Sabatieri* de Cette on a respectivement, pour la formule exprimant les variations $\frac{9-10}{5-6} \Big| \frac{9-10}{4-6}$ et pour la moyenne $\frac{10}{5} \Big| \frac{9}{5} = 29$.

Chez *Ph. psammophila*, on trouve $\frac{9-14}{5-7} \Big| \frac{10-12}{5-7}$ et $\frac{12}{6} \Big| \frac{12}{6} = 36$.

Disposition des muscles longitudinaux

Ph. Sabatieri.

Lac Lucrino (Naples)[1].

1	54 tentacules	$\frac{8}{5} \Big| \frac{8}{4} = 25$
2	76 «	$\frac{9}{5} \Big| \frac{8}{4} = 26$
3	80 «	$\frac{9}{5} \Big| \frac{7}{5} = 26$
4	66 «	$\frac{9}{5} \Big| \frac{8}{5} = 27$
5	? «	$\frac{9}{5} \Big| \frac{8}{5} = 27$
6	72 «	$\frac{9}{5} \Big| \frac{9}{5} = 28$
7	82 «	$\frac{9}{6} \Big| \frac{9}{5} = 29$
8	62 «	$\frac{9}{5} \Big| \frac{11}{5} = 30$

Etang de Thau (Cette)[2].

1		$\frac{9}{5} \Big| \frac{9}{4} = 27$
2		$\frac{9}{5} \Big| \frac{9}{5} = 28$
3		$\frac{9}{5} \Big| \frac{9}{5} = 28$
4	105 tentacules	$\frac{10}{5} \Big| \frac{9}{5} = 29$
5	108 «	$\frac{10}{5} \Big| \frac{9}{5} = 29$
6		$\frac{10}{5} \Big| \frac{9}{5} = 29$
7		$\frac{10}{5} \Big| \frac{10}{4} = 29$
8	124 «	$\frac{10}{5} \Big| \frac{10}{5} = 30$
9	109 «	$\frac{9}{6} \Big| \frac{9}{6} = 30$

Ph. psammophila[3].

Naples.

1		$\frac{9}{6} \Big| \frac{11}{6} = 32$
2	77 tentacules	$\frac{11}{6} \Big| \frac{10}{6} = 33$
3		$\frac{11}{6} \Big| \frac{11}{5} = 33$
4		$\frac{11}{5} \Big| \frac{11}{6} = 33$
5		$\frac{12}{7} \Big| \frac{11}{6} = 36$
6		$\frac{12}{7} \Big| \frac{11}{7} = 37$
7		$\frac{13}{6} \Big| \frac{12}{6} = 37$
8	52 tentacules	$\frac{14}{7} \Big| \frac{12}{5} = 38$
9		$\frac{13}{7} \Big| \frac{12}{7} = 39$

Faro (Messine).

1		$\frac{11}{7} \Big| \frac{10}{5} = 33$
2	52 tentacules	$\frac{11}{6} \Big| \frac{11}{6} = 34$
3	84 «	$\frac{12}{5} \Big| \frac{12}{6} = 35$
4		$\frac{12}{7} \Big| \frac{12}{5} = 36$

1) En moyenne $\frac{9}{5} \Big| \frac{8}{5} = 27$

2) id. $\frac{10}{5} \Big| \frac{9}{5} = 29$

3) id. $\frac{12}{6} \Big| \frac{12}{6} = 36$

Il est vrai que, d'après les renseignements fournis par Cori (90, p. 531), le nombre des muscles longitudinaux chez *Ph. psammophila* est, d'une façon constante, de 30, répondant à la formule $\frac{10}{5} \Big| \frac{10}{5}$, à quoi l'auteur ajoute d'ailleurs que ce nombre est plus élevé vers le bas, là où la musculature longitudinale est la plus développée, ce qui est parfaitement exact. Les

nombres que j'ai donnés sont ceux que l'on trouve dans la région moyenne du tronc, tandis que ceux de Cori se rapportent à un niveau plus élevé, jusqu'auquel ne se prolongent pas tous les faisceaux musculaires.

Le tableau ci-dessus montre que la formule musculaire des *Phoronis* qui nous occupent est soumise à une variabilité notable. Ils s'en dégage néanmoins que les *Phoronis* de Lucrino se rapprochent beaucoup, sous ce rapport, des *Ph. Sabatieri* de Cette, bien qu'elles n'aient, en moyenne, que 27 faisceaux, au lieu des 29 de la forme de Cette; tandis que *Ph. psammophila* en possède 36 en moyenne. Chez la *Phoronis* de Lucrino, comme chez celle de Cette, le maximum est de 30, tandis que le minimum de *Ph. psammophila* ne descend pas en dessous de 32, d'après mes observations, alors que son maximum atteint 39. Une statistique portant sur un plus grand nombre d'individus apprendrait probablement que la variabilité est encore plus considérable que ne le montre mon tableau, mais il n'en subsisterait pas moins que la formule moyenne de *Ph. psammophila* est notablement plus élevée que chez *Ph. Sabatieri* de Cette. Chez les *Phoronis* de Lucrino, au contraire, la formule musculaire est un peu inférieure à celle des exemplaires de Cette. Malgré cela, je crois pouvoir rapporter à *Ph. Sabatieri* la forme du Lac Lucrino.

Le nerf latéral, bien développé, n'existe, dans l'immense majorité des cas, que du côté gauche. Sa position est, comme toujours, un peu en avant de l'insertion du mésentère latéral. Dans un cas, chez une *Ph. Sabatieri* de Cette, j'ai constaté la présence de deux nerfs, droit et gauche, le premier plus développé même que le gauche (fig. 18, Pl. 5) et, dans un autre cas, chez une *Phoronis* de Lucrino, j'ai trouvé le nerf à droite seulement (fig. 17, Pl. 5).

L'appareil circulatoire répond à la disposition générale. Le vaisseau latéral porte des capillaires cœcaux sur tout son parcours. Une particularité, c'est la présence, sur les deux branches du vaisseau efférent (latéral), immédiatement au dessus du point où elles traversent le diaphragme, d'un épaississement très considérable de leur revêtement péritonéal (p. 77, et fig. 1 et 2, Pl. 7).

Les globules sanguins mesurent, d'après Cori (90), 15 à 22 μ chez *Ph. psammophila*. D'après moi, ces dimensions varient, sur les préparations, de 8 à 12 μ. [Le plus gros globule que Cori ait représenté se trouve sur sa fig. 1, Pl. 27. Grossi 900 fois, il mesure 9 mm., ce qui lui donne une dimension réelle de 10 μ seulement. Aussi se peut-il que Cori ait fait une erreur quand il parle de 22 μ et même plus (p. 546).]

Les organes sexuels mâle et femelle ne se trouvent pas réunis chez un même animal, soit qu'il y ait dioïcité, soit qu'il y ait protérandrie. Le testicule ou l'ovaire, lorsqu'ils sont présents, occupent tout l'espace qui, chez les espèces hermaphrodites, est partagé entre les organes des deux sexes.

Le développement embryonnaire se fait dans la concavité du lophophore, et présente ceci de particulier que tous les embryons se trouvent simultanément à un même stade. Les jeunes larves quittent le lophophore de leur géniteur de bonne heure, alors que le cercle ciliaire post-buccal, ébauche de la couronne tentaculaire de l'Actinotroque,

est encore indivis, et que la région située en arrière de cette couronne ne fait pas encore saillie sous la forme de papille anale (fig. 9, Pl. 11).

La forme larvaire de *Ph. Sabatieri* est une Actinotroque à six paires de tentacules, que je désigne sous le nom d'*A. Sabatieri*. Cette larve abonde, au printemps, dans l'Etang de Thau (Cette) ainsi que dans les Lacs de Fusaro et de Lucrino (Naples).

L'Actinotroque de *Ph. psammophila*, au contraire, paraît être une larve à 7 paires de tentacules — possédant même, peu avant la métamorphose, les ébauches d'une 8e paire — qui se trouve en abondance, en été, dans le petit Pantano de Faro (Messine), où elle a été découverte par Hatschek. Je l'appelle *A. Hatscheki* (voir p. 193).

* * *

Le fait que *Ph. Sabatieri* et *Ph. psammophila* ont des larves différentes, la première à 6 paires de tentacules, se développant au printemps, la seconde, à 7 ou 8 paires de tentacules, se développant en été, est de nature à fortifier l'opinion que les formes adultes sont bien différentes spécifiquement. Mais il est clair qu'il faut pouvoir distinguer les adultes autrement que par les différences de leurs larves, d'où cette question: en quoi diffèrent *Ph. Sabatieri* et *Ph. psammophila*?

Ph. Sabatieri est notablement plus grande que *Ph. psammophila* et, ce qui est en harmonie avec cette différence, le nombre des tentacules de la première forme est sensiblement plus élevé que chez la seconde. Mais ces différences de taille et de nombre des tentacules n'ont, comme on l'a vu, qu'une valeur très relative pour la distinction des espèces. Dans ces conditions, la seule différence véritablement anatomique que j'aie pu mettre en évidence, est celle relative au nombre des faisceaux musculaires longitudinaux; celui-ci n'est, en moyenne, que de 29 chez *Ph. Sabatieri* de Cette (27 chez la *Phoronis* de Lucrino), tandis qu'il est de 36 chez *Ph. psammophila*. On conçoit que les deux formes soient extrêmement difficiles à distinguer, et l'opinion d'après laquelle elles ne seraient pas spécifiquement différentes est absolument admissible. Il est très probable que, si elles n'avaient pas été simultanément décrites sous des noms différents [Cori (89[1]), Roule (89)], celle des deux formes qui se serait trouvée la seconde aurait été rapportée à la même espèce que la première décrite.

8. *Ph. architecta*, Andrews, 1890.

Andrews (90[1]).

Cette espèce est très voisine des deux précédentes, et une étude comparative approfondie pourra seule décider si elle en diffère vraiment au point de devoir être maintenue comme espèce distincte.

9. *Ph. gracilis*, P. J. v. Beneden, 1858.

Syn. *Crepina gracilis* P. J. v. Ben.

P. J. v. Beneden (58), de Selys Longchamps (03).

Wright (59), lorsqu'il fit, avec raison, remarquer que la *Crepina* de van Beneden est une *Phoronis*, émit l'opinion que l'espèce rencontrée par van Beneden serait identique à

Ph. hippocrepia. J'ai pu (03) m'assurer que cette identification était injustifiée, et que *Ph. gracilis* est une espèce distincte, et bien distincte. Elle habite les coquilles d'huîtres, dans des trous très probablement creusés par elle-même.

10. *Ph. ovalis*, Wright, 1856.

Wright (56^2).

Le bien fondé de cette espèce a été mis en doute par Cori (90, p. 496), qui suppose qu'elle ne représente rien de plus qu'un stade jeune de *Ph. hippocrepia.* Il est impossible d'émettre une opinion certaine au sujet de *Ph. ovalis*, qui n'a jamais été signalée à nouveau; mais je pense que, si elle représente simplement une forme jeune d'une autre espèce, c'est à *Ph. gracilis* qu'il faut la rattacher.

11. *Ph. Mülleri*, Selys, 1902.

de Selys Longchamps (02, p. 497, 03).

Cette espèce, la forme adulte d'*A. branchiata* Müller, est l'une des mieux caractérisées actuellement. L'aire géographique, très vaste, de la larve fait croire que l'adulte doit être également très répandu, bien qu'il n'ait encore été trouvé qu'à Helgoland.

Il se peut que, dès 1864, Kölliker (64) se soit trouvé en présence de cette espèce (voir p. 53).

12. *Ph. euxinicola*, *n. sp.*

Fig. 25 et 26, Pl. 7.

C'est le nom que je propose pour l'espèce inédite de Sébastopol, dont E. Schultz (97) a étudié le développement embryonnaire. Je n'ai malheureusement pas les matériaux nécessaires pour décrire cette espèce, et me borne à en représenter deux coupes (fig. 25 et 26, Pl. 7) assez caractéristiques.

Espèces larvaires.

On sait que les *Phoronis* possèdent une forme larvaire très spéciale, que Joh. Müller (46) a fait connaître sous le nom d'*Actinotrocha*, dix ans avant la découverte et la dénomination de l'adulte par Wright (56). Très peu des espèces larvaires ayant pu être identifiées jusqu'à présent, c'est-à-dire rapportées avec certitude à une espèce adulte, le mieux est de suivre, pour leur dénomination, le système proposé par Spengel (93, p. 370) pour le cas semblable des *Tornaria*, autrement dit de donner à chaque espèce larvaire un nom provisoire. Toutes les espèces auront le nom générique commun d'*Actinotrocha*, suivi d'un nom spécifique, qui sera, pour autant qu'il n'y ait pas déjà une dénomination antérieure, le nom de l'auteur qui a le premier décrit, signalé, ou simplement trouvé l'espèce. Quand un même

auteur aura trouvé plusieurs espèces, elles se distingueront par les lettres *A*, *B*, *C*, etc. Dans le cas où les larves se trouveront identifiées, il conviendrait de retirer le nom provisoire et d'appliquer à l'espèce larvaire le même nom spécifique qu'à l'adulte auquel elle se rapporte, tout en lui laissant le nom générique d'*Actinotrocha*. C'est ainsi que j'appelle *A. Sabatieri* la larve de *Ph. Sabatieri*. D'autre part, la première espèce larvaire connue a été nommée par Joh. Müller *A. branchiata*. Comme elle appartient à l'adulte que j'ai décrit sous le nom de *Ph. Mülleri* (03), elle devrait désormais s'appeler *A. Mülleri*, nom qui lui a déjà été attribué par Roule (00², p. 214), mais arbitrairement, puisque c'était à une époque où *Ph. Mülleri* n'était pas encore établie.

Actinotrocha, Joh. Müller, 1846.

1. *A. branchiata*, Müller, 1846.

Fig. 23, 24, 25, 27 et 28, Pl. 11.

Müller (46, 47, 54), Wagener (47), Schneider (61, 62), de Selys-Longchamps (02, 03), Schultz (03²), Schepotieff (06).

Il s'agit ici de l'espèce originairement décrite par Joh. Müller (46). Roule (00², p. 214) a déjà proposé de substituer au nom d'*A. branchiata* celui d'*A. Mülleri*, ce qui pourrait d'autant mieux se faire maintenant que j'ai fait connaître sous le nom de *Ph. Mülleri* (03) l'espèce adulte qui résulte de la métamorphose de la larve en question.

A. branchiata est, de toutes les espèces connues, celle qui a été rencontrée dans le plus de localités. Elle se trouve, dans la Mer du Nord, à Helgoland, St. Andrews et Bergen; dans la Baltique, à Kiel; dans la Mer d'Irlande, à Millport (Firth of Clyde); sur la côte occidentale de l'Irlande, à Valencia; dans la Manche, à Plymouth; et dans la Méditerranée, à Naples, ainsi que dans l'Adriatique, à Trieste et à Rovigno. Je ne cite ici que les endroits d'où il m'a été donné d'en examiner des exemplaires, et je ne les énumère que pour montrer combien l'aire géographique de cette larve doit être étendue.

A. branchiata est une larve franchement pélagique, très dilatée et transparente. Elle atteint 2 mm. de long et porte alors 15 à 16 paires de tentacules larvaires et 13 à 14 paires de tentacules définitifs. Ceux-ci présentent cette particularité, d'être, surtout à la face ventrale, complètement indépendants des tentacules larvaires, et plus serrés qu'eux. Les tentacules définitifs sont disposés en deux groupes symétriques, les plus longs se trouvant aux flancs de la larve.

Le lobe préoral porte, en avant du ganglion nerveux central, une papille sensorielle (qui ne se rencontre pas chez toutes les espèces). L'estomac possède, à son extrémité antérieure, des diverticules pairs. Une seule paire de masses globulaires sanguines, en connexion avec les néphridies. Le cercle ciliaire périanal mesure 0,4 mm. de diamètre.

Les *A. branchiata* de la Méditerranée (fig. 25 et 27, Pl. 11), dont je n'ai pas eu

d'exemplaires complètement développés à ma disposition, paraissent avoir un nombre de tentacules plus élevé que celles de la Mer du Nord. Un exemplaire trouvé à Naples par Mr le Dr Lo Bianco, en novembre, possède déjà 16 paires de tentacules larvaires, alors que la métamorphose n'est pas encore près de se produire, les tentacules définitifs n'étant encore représentés que par des ébauches à peine visibles.

Les *A. branchiata* de la Méditerranée ont les taches pigmentaires — jaune clair — réparties non seulement sur le bord du lobe préoral et les tentacules, comme chez la forme de la Mer du Nord, mais sur toute la surface du lobe préoral.

La forme adulte d'*A. branchiata*, *Ph. Mülleri*, n'a encore été trouvée qu'à Helgoland. Il est à peine besoin de constater que la présence de la larve dans la Méditerranée prouve que l'adulte y existe également.

2. *A. pallida*, A. Schneider, 1862.

Fig. 21 et 22, Pl. 11.

A. Schneider (62), de Selys-Longchamps (03).

Cette larve n'est nullement un stade jeune d'*A. branchiata*, ainsi que l'a suggéré Roule (00^2, p. 214).

Elle a été rencontrée par Schneider à Helgoland, où je l'ai moi-même retrouvée. J'en ai également recueilli quelques exemplaires à Wimereux (Pas-de-Calais). On ne sait pas à quelle *Phoronis* elle appartient, et j'ai fait valoir autrefois (03) les raisons qui s'opposent à ce qu'elle soit la larve de *Ph. hippocrepia*, tout en excluant aussi l'hypothèse qu'elle soit la larve de *Ph. gracilis*, concluant que, à moins qu'elle n'appartienne à *Ph. ovalis*, cette espèce douteuse, elle se rapporte à un adulte encore inconnu.

A. pallida est une forme massive et opaque, ne dépassant guère 0,6 mm. de long. Elle n'a jamais plus de 6 paires de tentacules larvaires. Diverticule sous-œsophagien impair, auquel est appliqué un seul amas de globules rouges. L'épiderme, fortement cilié sur toute sa surface, est relativement très épais. Il existe une paire de muscles rétracteurs longitudinaux dans la cavité du tronc (fig. 13, Pl. 10).

3. *A. Brownei*, n. sp.

Fig. 31, Pl. 11.

Mr le Professeur E. T. Browne ayant eu l'extrême obligeance de me soumettre une collection d'Actinotroques recueillies par lui sur la côte occidentale de l'Irlande, à Valencia (00), ainsi qu'à Plymouth (97), j'ai constaté que, si la plupart des exemplaires se rapportaient à *A. branchiata*, il s'en trouvait plusieurs présentant avec cette forme des différences telles que je ne puis que les considérer comme spécifiquement distincts. La fig. 31, Pl. 11, représente l'un d'eux, pêché à Plymouth (grossi 50 fois seulement).

Cette larve, pour laquelle je propose le nom d'*A. Brownei*, ressemble beaucoup à

A. branchiata, tout en s'en distinguant: par sa taille plus grande, par les grandes proportions du tronc, tout particulièrement du cercle périanal, dont le diamètre atteint 0,8 mm., et par le nombre des tentacules, qui dépasse 40.

Il se peut que cette larve soit identique à celle qui a été signalée, en 1858, par COBBOLD (58) comme différente d'*A. branchiata*, mais il sera malheureusement toujours impossible de se prononcer positivement sur cette question.

On ne saurait, actuellement, émettre que des conjectures au sujet de l'adulte auquel appartient cette larve, mais j'estime, quant à moi, qu'*A. Brownei* est la larve d'une *Phoronis* non encore découverte.

4. *A. Gegenbauri.*

GEGENBAUR (54), KROHN (58).

Cette Actinotroque, rencontrée à Messine par GEGENBAUR, puis retrouvée par KROHN, paraît bien, d'après les quelques renseignements (sans figures) fournis par ces auteurs, différente d'*A. branchiata*. D'après GEGENBAUR, cette larve possède déjà 24 tentacules alors qu'il n'existe encore aucune trace du «métasome», ce qui permet de supposer que le nombre des tentacules larvaires, au moment de la métamorphose, doit dépasser notablement la trentaine. KROHN fait remarquer que l'extrémité postérieure du corps [le tronc] est relativement plus courte et plus épaisse, en même temps que l'anneau périanal est d'un plus grand diamètre, que chez *A. branchiata*. En outre, les taches pigmentaires, qui se trouvent, chez *A. branchiata*, sur le bord du lobe préoral, sur les tentacules et au voisinage de l'anneau ciliaire, manquent chez la forme de Messine. Enfin, il y a «environ trois» amas de globules sanguins. Les individus complètement développés mesurent 1 ligne (environ 2,5 mm.).

On ne saurait, ici encore, émettre que des hypothèses toutes gratuites au sujet de la *Phoronis* à laquelle se rapporte l'Actinotroque de GEGENBAUR, mais j'ai tout lieu de croire qu'elle appartient, elle aussi, à un adulte inconnu.

5. *A. ornata*, Leuckart, 1867.

LEUCKART (67).

Cette Actinotroque, trouvée par LEUCKART à Nice, en mars seulement, est différente, d'après lui, d'*A. branchiata*, qu'il connaît pour l'avoir observée à Helgoland (58[1], 59). Elle se caractérise par une pigmentation abondante, d'où son nom, de sorte qu'elle est en tout cas différente d'*A. Gegenbauri* ci-dessus, espèce non pigmentée. Les renseignements fournis par LEUCKART sont malheureusement fort sommaires et insuffisants pour permettre de se faire une idée au sujet du bien fondé de son espèce.

Je dois à M. le Dr R. WOLTERECK deux exemplaires d'une Actinotroque pêchée à Villefranche, se rapportant probablement à *A. ornata* Leuckart; mais il m'a été impossible de décider s'ils sont ou non différents d'*A. branchiata* Müller. Pourtant, j'estime que rien n'autorise à mettre en doute la légitimité de la distinction établie par LEUCKART, et je ne puis faire

autrement que de mentionner son espèce, non sans ajouter, pourtant, qu'elle est insuffisamment décrite.

Leuckart, se fondant sur l'idée que la *Phoronis* de Naples (*Ph. hippocrepia*, var. *Kowalevskyi*), n'a pas d'œufs de septembre à mai, alors qu'*A. ornata* se rencontre en mars, a émis l'opinion que cette larve n'appartient pas à cette *Phoronis*, en quoi je crois qu'il a raison.

6. *A. Metschnikoffi.*

Fig. 15 à 17, Pl. 11.

Metschnikoff (69, 71).

Metschnikoff a étudié une Actinotroque rencontrée par lui à Odessa, Trieste, Naples, Messine et surtout à Spezia. Les figures, pas plus que la description qu'il a publiées, ne sont faites pour permettre d'identifier l'espèce, à supposer que celle-ci se soit bien trouvée partout la même; et ce qu'il y a à retenir de plus caractéristique, c'est encore que cette espèce développe 16 tentacules larvaires.

Je dois à la grande amabilité de Mr le Professeur Salensky plusieurs exemplaires d'une Actinotroque pêchée à Sébastopol. Les plus grandes (fig. 16, Pl. 11) possèdant 16 tentacules larvaires, il se peut qu'il s'agisse de l'espèce de Metschnikoff, d'autant plus que celui-ci l'a également rencontrée dans la Mer Noire (à Odessa). Je nomme donc cette larve de la Mer Noire d'après Metschnikoff, tout en faisant remarquer qu'il n'est pas prouvé que ce soit bien celle que cet auteur a étudiée.

Roule (00^2, p. 214) a déjà proposé le nom d'*A. Metschnikoffi* pour «l'Actinotroque méditerranéenne en général», l'auteur pensant que les variations des larves n'ont rien de spécifique, une opinion que je dois me borner à mentionner, sans qu'il soit besoin de faire remarquer que je ne l'adopte en aucune façon. Pour moi, *A. Metschnikoffi*, c'est le nom de l'Actinotroque de Sébastopol, larve bien caractérisée, et appartenant peut-être à la *Phoronis* encore inédite de la même localité, pour laquelle j'ai proposé le nom de *Ph. euxinicola*.

A. Metschnikoffi, dont la longueur, à l'état conservé, ne dépasse guère 0,6 mm., se caractérise par sa forme trapue, le tronc étant d'un diamètre relativement considérable, tout comme le cercle périanal (0,25 mm.). Les tentacules larvaires, dont le nombre ne paraît pas dépasser 16, sont épais et courts; les tentacules définitifs naissent comme des épaississements de la base même des tentacules larvaires. Il y a trois masses globulaires sanguines, une paire située de part et d'autre du diverticule stomacal sous-œsophagien et une masse impaire située en avant de la base des tentacules ventraux.

7. *A. Sabatieri.*

Fig. 1 à 8, Pl. 11.

Roule (96, 00^2), de Selys-Longchamps (04).

Ce nom est tout indiqué pour la larve de *Ph. Sabatieri* Roule, larve qui pullule, au printemps (mars-mai) dans l'Etang de Thau (Cette). Les Actinotroques rencontrées, pendant

la même saison, dans le Lac de Fusaro (Naples) par CARAZZI (00) sont identiques à celles de Cette. Je les ai, en outre, trouvées dans le Lac Lucrino et ai constaté que de nombreuses Actinotroques pêchées par M^r le D^r LO BIANCO, dans le petit Pantano près de Faro (Messine), en mai 1903, se rapportent également à *A. Sabatieri.* Il est très probable que cette larve — et son adulte — existe dans beaucoup d'autres étangs salés des côtes méditerranéennes.

La série des stades du développement de cette Actinotroque, représentée par les fig. 1 à 8, Pl. 11, est constituée par des exemplaires de Cette, Fusaro, Lucrino et Faro, bien qu'il m'eût été facile de la constituer simplement au moyen du matériel, extrêmement abondant, que j'ai recueilli dans la première de ces localités.

La longueur d'*A. Sabatieri* complètement développée, peut atteindre, sur des individus vivants et étirés, 0,8 mm. Mais elle est généralement inférieure à cette dimension, et les larves conservées, toujours un peu contractées, ne dépassent guère 0,5 mm. de long. Il n'y a jamais plus de 12 tentacules larvaires, les tentacules définitifs étant représentés par des bourgeons très saillants à la base même des tentacules larvaires. Un seul diverticule, vacuolisé, de l'estomac, sous-œsophagien. Trois amas globulaires sanguins: deux, pairs, situés de part et d'autre du diverticule stomacal, le troisième, impair, situé en avant de la base des tentacules ventraux.

8. *A. Hatscheki.*

Fig. 11 à 14, Pl. 11.

HATSCHEK (91, fig. 301, p. 312), GOODRICH (03), SHEARER (06).

Je désigne sous ce nom une espèce larvaire qui se rencontre, en été, dans le petit Pantano de Faro (Messine), où elle a été pour la première fois rencontrée par HATSCHEK. La fig. 301, p. 312, de cet auteur a probablement été dessinée d'après les recherches effectuées sur cette espèce. La larve en question appartient très vraisemblablement à *Ph. psammophila.* Les fig. 11 à 14, Pl. 11, se rapportent à *A. Hatscheki:* les deux premières ont été dessinées d'après des préparations faites, il y a 25 ans, par cet auteur lui-même, et qui m'ont été confiées par M^r le Professeur CORI; les deux dernières se rapportent à des larves conservées à Faro par MM. GOODRICH et SHEARER, le 14 juillet 1902, et qu'ils m'ont fort aimablement abandonnées.

D'après GOODRICH (03, p. 103), ces larves possèdent, quand elles sont complètement développées, 14 tentacules, mais j'ai pu m'assurer que, s'il existe effectivement 7 paires de tentacules bien proéminants chez les larves prêtes à subir la métamorphose, celles-ci montrent même les ébauches d'une 8e paire de tentacules, représentées par des bourgeons à peine saillants, de part et d'autre de la ligne médio-dorsale, de sorte que le nombre des tentacules larvaires s'élèverait en réalité à 16, ce qu'il est important de constater, car *A. Hatscheki* se trouve ainsi bien différenciée, par ce caractère du moins, d'*A. Sabatieri*, chez laquelle le nombre des tentacules ne dépasse jamais 12. Pour le reste, *A. Hatscheki* et *A. Sabatieri* sont des formes extrêmement voisines et bien difficiles à distinguer autrement que par le nombre

des tentacules, qui, à tout moment, est plus élevé chez la première que chez la seconde. Le nombre des tentacules d'*A. Hatscheki* s'élevant à 16, il n'est pas impossible que ce soit sur cette espèce, et non sur celle que j'ai appelée *A. Metschnikoffi*, qu'aient porté les études du savant russe.

9. *A. Ashworthi.*

Fig. 29, Pl. 11.

Le 25 mai 1900, Mr le Dr J. H. Ashworth (Edinbourgh) a trouvé dans l'Auftrieb de la Baie de Naples deux exemplaires d'une Actinotroque qu'il a remis à Mr Cerfontaine (Liége), lequel, à son tour, me les a confiés. La fig. 29, Pl. 11 représente le plus grand des deux. Je propose pour ces larves, certainement différentes de toutes celles qui ont été énumérées jusqu'ici, le nom d'*A. Ashworthi*. La comparaison avec les fig. 20 et 19, Pl. 11, représentant, la première un stade du développement postembryonnaire de *Ph. Kowalevskyi* obtenu par élevage par Mr le Professeur Spengel, à Naples, la seconde un autre stade, plus avancé, de *Ph. hippocrepia*, obtenu, dans les mêmes conditions, par Mr le Dr W. F. Lanchester (Cambridge) à Plymouth, cette comparaison m'autorise simplement à dire que rien ne s'oppose à ce que l'Actinotroque d'Ashworth soit la larve de *Ph. hippocrepia-Kowalevskyi*, mais il n'y a là rien de plus qu'une possibilité.

L'exemplaire, complètement développé, semble-t-il, auquel se rapporte la fig. 29, Pl. 11, mesure, à l'état conservé, 0,65 mm. de longueur. Il porte une vingtaine de tentacules larvaires et les ébauches des tentacules définitifs. Le diverticule stomacal sous-œsophagien, très développé, est nettement vacuolisé. Il y a, ici encore, trois masses globulaires sanguines, disposées comme chez *A. Sabatieri*. Je n'ai pas les éléments voulus pour donner d'*A. Ashworthi* une description plus étendue.

10. *A. dubia.*

Fig. 30, Pl. 11.

Il s'agit ici d'une larve dont un exemplaire a été trouvé à Naples, le 12 juillet 1903, par Mr le Dr Lo Bianco, dans du plankton pêché à une certaine profondeur. Cet exemplaire unique, représenté fig. 30, Pl. 11, est malheureusement fort contracté. Dans cet état, il ne mesure guère que 1 mm. de long. Le tronc est relativement gros et court; l'anneau périanal, à cils énormes, atteint un diamètre de 0,4 mm., ce qui est proportionnellement très grand. Il y a une trentaine de tentacules larvaires et les ébauches, déjà considérables, des tentacules définitifs, ce qui montre que la larve est mûre. Il m'a été impossible, sur l'exemplaire unique dont je dispose, de reconnaître la disposition des masses globulaires sanguines.

Il se peut que la larve en question appartienne à l'espèce signalée plus haut sous le nom d'*A. Gegenbauri*. Toujours est-il qu'elle a de commun avec elle la brièveté du tronc en même temps que le grand diamètre du cercle périanal. Quant à l'adulte auquel appartient cette larve, à moins que ce ne soit *Ph. Kowalevskyi*, possibilité que je ne saurais exclure, il n'a pas encore été découvert.

11. *A. Olgae.*

Fig. 26, Pl. 11.

Le 6 avril 1906, ma femme a trouvé, à Naples, dans du plankton de 20 m., une Actinotroque qu'il m'est impossible d'identifier avec aucune de celles que j'ai énumérées. Je ne dispose, cette fois encore, que d'un exemplaire unique, mais il est suffisamment caractéristique pour me permettre de croire qu'il appartient à une espèce distincte.

L'Actinotroque en question ressemble, à première vue, à *A. branchiata*, mais un examen plus attentif ne tarde pas à révéler des différences. Sur le vivant déjà, cette larve se distinguait, à l'œil nu, d'*A. branchiata* en ce que son pigment, très abondant sur les tentacules, était d'un blanc pur au lieu de jaunâtre. Que l'on compare d'ailleurs la fig. 26, Pl. 11, représentant cet exemplaire unique d'*A. Olgae*, avec la fig. 25, se rapportant à une *A. branchiata* de Naples, et l'on constatera que les deux larves possèdent 20 tentacules larvaires, malgré quoi elles ont des caractères distinctifs. *A. Olgae*, au stade à 20 tentacules, se trouve dans un état de développement beaucoup plus avancé qu'*A. branchiata* portant le même nombre de tentacules; le tronc (portion post-tentaculaire du corps) est relativement beaucoup plus volumineux chez la première et son métasome est également beaucoup plus développé. Le cercle périanal a un diamètre double, et les tentacules sont beaucoup plus longs chez *A. Olgae* que chez *A. branchiata*. Bref, sans entrer dans plus de détails, les deux larves sont bien différentes, et je ne doute pas qu'elles appartiennent à des espèces distinctes.

Il m'est impossible, actuellement, de décider si cette Actinotroque est différente d'*A. ornata*, les renseignements fournis par LEUCKART (67) sur cette forme étant absolument insuffisants, et n'ayant jamais été complétés.

12. *A. Wilsoni A.*

Fig. 2, Pl. 12.

WILSON (81), COWLES (04^2).

Cette larve, découverte par WILSON dans la Baie de la Chesapeake, et désignée par lui comme «Species A» a été retrouvée par COWLES (04^2), qui a bien voulu m'en envoyer un certain nombre. WILSON a fait remarquer que cette Actinotroque ressemble beaucoup à celle étudiée par METSCHNIKOFF (71). Toutefois, la larve de METSCHNIKOFF, d'après cet auteur, n'a jamais plus de 16 tentacules, tandis que *A. Wilsoni A*, d'après COWLES (04^2, p. 603), possède 18 tentacules. La fig. 2, Pl. 12, représentant l'une des ces larves, permettra d'ailleurs de s'assurer qu'elles sont différentes de toutes les espèces méditerranéennes. COWLES dit encore que la larve en question est pourvue de deux masses de globules sanguins, appliqués à la paroi latéro-ventrale de l'estomac. COWLES (04^2) suppose que cette larve appartient à *Ph. architecta*.

13. *A. Wilsoni B.*

Fig. 1, Pl. 12.

WILSON (81), COWLES (04^2).

Cette larve, également découverte par WILSON dans la Baie de la Chesapeake, et désignée par lui comme «Species B», a aussi été retrouvée par COWLES. J'en ai reçu

une certaine quantité de la part de Mr H. B. Torrey, de sorte que j'ai l'avantage de la connaître personnellement. Wilson a constaté que cette larve se rapproche beaucoup d'*A. branchiata*, et *A. Wilsoni B* possède, en effet, de grandes affinités avec l'espèce de Müller. Tout comme chez cette dernière, le lobe préoral porte, en avant du ganglion nerveux, une papille sensorielle, et, concordance plus importante, l'ébauche lophophorale y apparaît bilatéralement, c'est-à-dire sous la forme de deux séries, droite et gauche, de tentacules définitifs (fig. 1, Pl. 12).

Toutefois, chez *A. Wilsoni B*, le nombre des tentacules larvaires paraît rester notablement en dessous de 30 (24 environ) et il y a en outre ce caractère important qu'il existe, chez elle, 4 amas de globules sanguins, alors qu'il n'en existe que 2 chez *A. branchiata*. Enfin, le diverticule stomacal sous-œsophagien n'est pas, chez *A. Wilsoni B*, comme chez *A. branchiata*, subdivisé en deux expansions latérales. Dans ces conditions, il n'est pas douteux que nous nous trouvions ici en présence d'une espèce larvaire bien distincte.

La forme adulte est inconnue.

14. *A. Spauldingi.*

Spaulding (06).

Cette Actinotroque, des côtes de Californie, atteint au moins 1,75 mm. de long et porte alors 11 paires de tentacules larvaires. La description fournie est insuffisante pour reconnaître ce que l'espèce a de caractéristique. L'auteur suppose que cette larve appartient à *Ph. pacifica*.

15. *A. Henseni.*

Fig. 3, Pl. 12.

J'ai signalé et représenté, dans une précédente occasion (02, p. 566, fig. 33, Pl. 24) un jeune stade d'une Actinotroque provenant de la «Plankton Expedition» de Hensen, mise à ma disposition par Mr le Professeur Ed. van Beneden, et dont j'ai erronément dit qu'elle venait de la côte d'Afrique. En réalité, elle provient de la côte du Brésil (Brasilianische Küstenbank). L'exemplaire en question mesure 0,3 mm. de long, la largeur du lobe préoral étant de 0,25 mm., ce qui est relativement très considérable. Le nombre des tentacules est d'une douzaine. Le tronc, portant déjà à son extrémité postérieure le cercle périanal, est encore très peu développé et ne renferme aucune trace du métasome. L'avenir fera sans doute connaître les stades ultérieurs de cette larve.

16. 17. *A. Haswelli A* et *B*.

Haswell (93).

Il s'agit ici de deux espèces larvaires rencontrées par Haswell à Port Jackson (Nlle Galles du Sud), mais simplement signalées par lui. Il ne fait que constater qu'elles sont très différentes l'une de l'autre.

18. *A. Ikedai A.*

Type A d'Ikeda (01, p. 534, fig. 13).

Longueur totale 1 mm. à 1,5 mm. Nombre maximum de tentacules larvaires: 16. Le corps est relativement gros et court. Ikeda considère comme très probable que cette larve appartient à *Ph. Ijimai*, qui se trouve dans la même localité: Aburatsubo (près Misaki).

19. *A. Ikedai B.*

Type B d'Ikeda (01, p. 534, fig. 14).

Longueur totale, 2 mm. à 2,5 mm. Environ 28 tentacules, plus longs et plus grêles que ceux du type A. Corps long et étroit. Papille sensorielle en avant du ganglion nerveux central.

20. *A. Ikedai C.*

Type C d'Ikeda (01, p. 534, fig. 15).

Longueur totale de 1,5 mm. en moyenne. Nombre des tentacules larvaires de 16 à 24. Corps relativement gros et court. Une paire de glandes situées à la face dorsale du lobe préoral, de part et d'autre du ganglion nerveux (caractère absolument spécial à cette espèce). Une paire de muscles rétracteurs longitudinaux dans la cavité du tronc.

21. *A. Ikedai D.*

Type D d'Ikeda (01, p. 534, fig. 12 et 16).

Longueur totale de 4 à 5 mm., largeur 1 mm. Le nombre des tentacules s'élève jusqu'à 48. Lobe préoral d'une petitesse disproportionnée; tronc long et gros.

* * *

Ikeda (02, p. 117) a en outre rencontré les jeunes stades d'une Actinotroque avec 8 à 10 paires de tentacules. Ces larves, appartenant «évidemment» (d'après Ikeda) à *Ph. australis*, sont différentes, à ce stade, des quatre types qui viennent d'être énumérés, mais l'auteur japonais a réservé la question de savoir s'il conviendrait d'en faire un type distinct (p. 118).

22—24. *A. Menoni A, B* et *C.*

Menon (02).

L'auteur hindou a trouvé à Madras trois espèces différentes d'Actinotroques, au sujet desquelles il ne donne malheureusement que des renseignements insuffisants. Il croit pouvoir rapporter l'une d'elles à *Ph. australis*, mais cette identification mérite évidemment confirmation.

24bis. *A. Menoni X.*

Fig. 7 et 8, Pl. 12.

Je désigne sous ce nom une Actinotroque très spéciale, dont plusieurs exemplaires m'ont été envoyés. de Madras, par Mr K. R. Menon. Bien que celui-ci m'écrive «The Actinotrocha

which I sent you is certainly one of the forms which I had collected and — if I remember rightly — the one on which I worked chiefly», il m'est impossible d'accorder ces larves avec les descriptions, d'ailleurs beaucoup trop sommaires, que MENON (02) a données des trois espèces qu'il a étudiées. Dans le doute que les larves que Mr MENON m'a envoyées appartiennent réellement à l'une des trois espèces que j'ai énumérées sous le nom d'*A. Menoni A*, *B* et *C*, et dans l'impossibilité de déterminer à laquelle des trois se rapporteraient les larves qui m'ont été confiées, je désigne ces larves sous le nom d'*A. Menoni X*.

Cette larve se caractérise immédiatement par sa forme générale tout à fait exceptionnelle, le corps étant ovoïde au lieu de cylindrique, et le lobe préoral, énorme, ayant un diamètre presque égal à la longueur totale. Sur l'exemplaire représenté fig. 8, Pl. 12, la longueur totale est de 1,35 mm., la largeur du tronc de 0,65 mm., et le diamètre du lobe préoral de 1,20 mm. Sur cet exemplaire, qui, à en juger par l'état de développement du métasome, n'est pas encore bien près de la métamorphose, le nombre des tentacules larvaires est de 44 environ. Il semble bien que ce nombre doive s'élever au moins jusqu'à une cinquantaine.

Mais ce que cette larve a d'absolument caractéristique, c'est une disposition anatomique facilement reconnaissable sur des exemplaires examinés par transparence, même à de faibles grossissements, et qui consiste en l'existence, dans la région du tronc, d'un large espace lacunaire sous-épidermique, séparant la face profonde de l'épiderme du feuillet somatique du sac cœlomique du tronc. Cette disposition se vérifie sur les coupes, tant longitudinales que transversales (fig. 14 et 15, Pl. 10). La somatopleure n'est en contact avec l'épiderme que suivant l'insertion pariétale du septum formant la limite antérieure de la cavité cœlomique du tronc et suivant le cercle ciliaire périanal, au centre duquel, c'est-à-dire sur le pourtour de l'anus, la somatopleure se réfléchit dans la splanchnopleure. Les deux feuillets sont, en outre, en continuité par l'intermédiaire d'un mésentère ventral, semblable à celui qui existe chez toutes les Actinotroques. Le plasma qui remplit la lacune péri-cœlomique, énorme exagération du sinus périanal qui se rencontre chez d'autres espèces, est plus dense que le liquide cœlomique, je veux dire qu'il est plus riche en substances coagulables. Il renferme quelques éléments mésenchymatiques.

Chez *A. Menoni X*, la membrane post-ganglionnaire est très développée; et les muscles rétracteurs collaires sont compris dans une membrane qui n'est que la partie ventrale, sous-œsophagienne, d'une formation continue, dont la membrane post-ganglionnaire est la partie dorsale. Il existe une paire de muscles rétracteurs longitudinaux, traversant la cavité cœlomique du tronc (fig. 7, Pl. 12). Il y a quatre masses de globules sanguins, une paire siégeant sur les faces latérales de l'estomac, immédiatement en avant du septum, l'autre paire à l'extrémité antérieure de l'estomac, sur ses faces latéro-dorsales. Les néphridies se trouvent très haut sur les faces latérales.

25. *A. Goodrichi.*

Goodrich (03).

Il s'agit ici d'une larve pêchée par Goodrich à Trincomalee (Ceylan), mais qu'il n'a pas décrite en détail. Tout ce que nous apprend son exposé, au sujet des caractères de cette larve, c'est qu'elle est de grande taille et possède environ 36 tentacules grêles. Peut-être cette larve est-elle identique avec l'une des trois ou quatre espèces de Menon, dont il vient d'être question ci-dessus. Peut-être aussi se rapporte-t-elle à l'une des espèces pêchées aux Seychelles par Gardiner, et que j'énumère ci-après.

Les Actinotroques des Seychelles, recueillies par Gardiner, ont été confiées par lui à Mr Cr. Shearer, qui a bien voulu m'en céder une partie. Elles me paraissent appartenir à trois espèces distinctes.

26. *A. Sheareri.*

Fig. 4, Pl. 12.

Espèce nouvelle pêchée aux Seychelles par Gardiner. La longueur totale de cette larve, dont le tronc est très contractile, ne semble pas devoir dépasser 1 mm. Le lobe préoral est relativement très large. Les tentacules, dont le nombre dépasse deux douzaines, sont fort longs. Le cercle périanal est très puissant. Je n'ai pas pu reconnaître les particularités de la structure interne de cette larve.

27. *A.* sp.[1])

Fig. 5, Pl. 12.

Deuxième espèce des Seychelles, que Mr Cr. Shearer se réserve de publier et de décrire. La figure que j'en donne permet de se rendre compte d'une particularité remarquable présentée par cette larve, savoir l'existence d'un double anneau ciliaire périanal. — L'exemplaire reproduit sur la fig. 5, Pl. 12, mesure 1,6 mm., bien qu'il soit assez fortement contracté.

28. *A. Gardineri.*

Fig. 6, Pl. 12.

Troisième espèce des Seychelles, caractérisée par le développement considérable de son tronc, terminé par un cercle périanal très épais. Les tentacules, très courts, sont au nombre d'une quarantaine. Le lobe préoral offre cette particularité que son bord libre forme un cercle presque complet, l'interruption médio-dorsale étant très peu étendue.

---

1) Mr Cr. Shearer m'informe qu'il a lu, au printemps dernier, devant la Société zoologique de Londres, une note préliminaire sur cette larve. D'après ce qu'il m'écrit, il la désignera sous le nom d'*A. Selysi.*

Pour être complet, je dirai que la «Deutsche Tiefsee-Expedition» a recueilli, dans l'Atlantique et l'Océan Indien, une assez grande quantité d'Actinotroques. M^r le Dr R. Woltereck ayant bien voulu me les soumettre, j'en ai fait un examen rapide, et je ne crois pas être indiscret en exprimant l'opinion qu'il y a, dans ce matériel, une couple d'espèces nouvelles, c'est-à-dire différentes de celles que j'ai énumérées.

* * *

Il est possible, pour ne pas dire probable, que, dans l'énumération qui précède, une même espèce larvaire ait été répétée sous des noms différents, les auteurs n'ayant, trop souvent, donné que des descriptions tout à fait insuffisantes des Actinotroques qu'ils ont rencontrées, quand ils ne se sont pas bornés à les signaler simplement. Toutefois, il paraît bien que les espèces larvaires actuellement connues s'élèvent au nombre de deux douzaines au moins, tandis que l'on n'a encore mis la main que sur une douzaine de *Phoronis* adultes. C'est dire qu'il reste beaucoup de *Phoronis* à découvrir! Et cela non seulement dans les mers lointaines, mais aussi tout près de nous.

Considérant que nous ne connaissons très probablement pas même la moitié des *Phoronis* existantes, j'estime qu'il y a tout à gagner à les laisser réunies en un seul genre; les matériaux dont nous disposons sont trop incomplets pour permettre un démembrement rationnel du genre *Phoronis*. Il est à peine besoin de dire que je n'admets pas le genre *Phoronella* de Haeckel (96), d'ailleurs basé sur une mésinterprétation de l'organisation de *Ph. australis* (voir p. 72).

Appendice.

Parasites des Phoronis.

A. Grégarines.

J'ai, à maintes reprises, observé des Grégarines chez les *Phoronis*, et ce chez *Ph. hippocrepia* (Wimereux, septembre), chez *Ph. Sabatieri* (Cette, avril), et *Ph. psammophila* (Naples, printemps). Chez *Ph. hippocrepia*, les Grégarines, relativement petites, se trouvent dans l'épaisseur de la paroi de l'intestin terminal, refoulant les éléments de l'épithélium digestif (fig. 13 à 16, Pl. 2, fig. 1, Pl. 3). Chez *Ph. Sabatieri* et *Ph. psammophila*, les Grégarines sont logées dans la profondeur de l'épithélium stomacal, au contact de la basale, ou, plus exactement, du sinus péristomacal. Ces parasites sont surtout fréquents chez les animaux à ovaire bien développé et, chose curieuse, présentent la plus grande ressemblance avec les oocytes ayant atteint le terme de leur croissance. La taille des Grégarines est identique à celle de ces œufs, soit 100 μ environ de diamètre; qui plus est, le corps cellulaire des Grégarines ressemble,

par sa structure et la manière dont il se comporte vis-à-vis des matières colorantes, au vitellus ovulaire; enfin, le noyau des Grégarines a les mêmes proportions et le même aspect que la vésicule germinative des œufs adjacents. Les Grégarines se trouvent en effet au niveau même de l'ovaire et leur similitude avec les œufs est telle, qu'elles peuvent passer inaperçues lors d'un examen rapide des coupes les renfermant.

Chez *Ph. Sabatieri*, à Cette, j'ai fréquemment trouvé, flottant dans le liquide périviscéral, pêle-mêle avec des œufs, des corps arrondis, de la même dimension que les œufs, et composés d'une membrane fort nette, à l'intérieur de laquelle se trouvaient un grand nombre de sphérules réfringentes, toutes semblables entre elles. Je pense qu'il s'agissait là de kystes, bourrés de spores, ces kystes étant vraisemblablement évacués en même temps que les œufs, et les spores qu'ils renferment devant peut-être infester les embryons pendant qu'ils se trouvent encore dans le lophophore du géniteur. J'ai, en effet, très souvent observé, d'une part, tant dans la cavité digestive de jeunes larves que dans celle de larves plus avancées, et d'autre part dans l'épaisseur de la paroi stomacale d'Actinotroques d'âges divers, des corps nucléés représentant, soit des aliments, soit des stades jeunes de Grégarines en voie d'infester l'organisme.

Comme on le voit, il s'en faut que j'aie pu suivre le cycle évolutif de ces Grégarines, et je ne puis faire que des suppositions à ce sujet. D'après mon expérience, c'est à Cette, sur *Ph. Sabatieri*, que cette étude pourrait le mieux se faire.

B. Distomes.

Chez *Ph. psammophila* seulement, j'ai trouvé, à Naples (mai-juin) un petit Distome, mesurant 0,25 mm., très transparent, logé dans la portion supérieure du corps et ce le plus souvent dans la cavité lophophorale, le parasite étant fixé par sa ventouse ventrale à la face interne de la paroi du corps de son hôte. La fig. 27, Pl. 7, représentant ce Distome, suppléera à une longue description. Comme on le voit, l'animal n'a pas de queue. D'autre part, Mr le Professeur Monticelli a bien voulu attirer mon attention sur ce que les organes génitaux étaient déjà dans un état de développement assez avancé. Ces faits n'empêchent pas que le Distome des *Phoronis* se trouve très probablement au stade Cercaire; il n'a certainement plus de stade libre en perspective, et il est très probable qu'il passe directement dans son hôte définitif, celui-ci s'infestant en mangeant l'extrémité supérieure des *Phoronis*, logeant le Distome. Il y a beaucoup de chances pour que l'hôte définitif du Distome soit un Poisson, Cori (90) rapportant que, d'après les pêcheurs de Faro (Messine), de petits Poissons dévorent la tête des *Ph. psammophila*, en s'en saisissant brusquement (durch schnappende Bewegungen, p. 502).

J'ai, plusieurs fois, trouvé les Distomes dans des têtes de *Phoronis* autotomisées, d'où l'hypothèse que la présence du parasite pourrait provoquer l'autotomie, hypothèse que je ne crois pas devoir accepter.

Partie théorique.

IV. Morphologie générale des Phoronis.

---

1. Orientation de l'animal.

La question qui se pose se résume à ceci: le grand axe du corps de l'animal représente-t-il l'axe antéro-postérieur, et l'extrémité aborale, l'ampoule, inférieure en fait, peut-elle être considérée comme morphologiquement postérieure? Ou bien, au contraire, la ligne médio-dorsale correspond-elle seulement à la courte ligne bucco-anale, le «tronc» tout entier étant ventral?

Les premiers observateurs ne paraissent pas s'être préoccupés de cette question, et c'est très probablement sans y attacher autrement d'importance que la plupart d'entre eux, notamment WRIGHT (56^2) et KOWALEVSKY (67), ont qualifié l'extrémité ampullaire d'extrémité postérieure.

Mais CALDWELL (82) a exprimé l'opinion que «the ventral surface is produced into a foot, which constitutes the main part of the animal» (p. 372), opinion basée sur les faits de l'ontogenèse, qui paraissent montrer que le tronc de l'adulte [métasome] se forme à la face ventrale de la larve.

M^c^INTOSH (88) a pourtant encore qualifié l'extrémité ampullaire de «posterior end», tandis que BENHAM (89) l'a désignée sous le nom de «aboral extremity». Quant à CORI (90) il applique à l'extrémité aborale le nom de «Hinterende» ou «Endstück» (p. 505), l'extrémité lophophorale étant qualifiée de «Vorderende».

En ce qui concerne MASTERMAN (97), il a admis, d'une part, que les *Phoronis*, avec les autres «Diplochordés», ont un «metamere with dorsal flexure» (p. 336), et, d'autre part, qu'il se produit chez les *Phoronis* une «permanent fixation by ventral sucker» (p. 364). Il faut savoir que MASTERMAN applique le nom de «métamère» au tronc des *Phoronis*, de sorte que, lorsqu'il parle d'un pédoncule ventral (ventral sucker), il ne peut avoir en vue que la portion

inférieure du tronc, sans qu'aucune indication permette de se rendre compte à quelle étendue du tronc correspond, dans l'idée de MASTERMAN, ce pédoncule. Le tronc des *Phoronis*, déjà qualifié de «pied» (foot) par CALDWELL, pourrait, en effet, être considéré comme représentant, à l'exception de sa partie supérieure, l'équivalent morphologique d'un pédoncule, mais on pourrait aussi ne voir cet équivalent que dans l'ampoule terminale, ou même dans la portion inférieure de celle-ci. Mais il se dégage bien nettement des idées de MASTERMAN que l'extrémité inférieure est, à ses yeux, ventrale et non pas postérieure. Il est vrai que, dès l'année suivante (98, p. 513) MASTERMAN paraît avoir modifié sa manière de voir. C'est un point sur lequel je reviendrai à propos des affinités des *Phoronis* avec les Ptérobranches.

Il est à peine besoin de remarquer que la difficulté, pour la résolution du problème de l'orientation morphologique des *Phoronis*, vient de la position de l'anus, situé à l'extrémité supérieure, le tube digestif formant une anse qui descend jusqu'à l'extrémité inférieure de l'animal. Comment l'anus se trouve-t-il occuper cette position? C'est de la réponse que l'on fera à cette question que dépendra, en grande partie, l'orientation que l'on donnera à l'animal.

Si nous appelons l'ontogenèse à notre aide pour l'étude de la question posée, nous aurons à tenir compte de ce fait que, chez toutes les espèces connues, le développement comporte une métamorphose, la forme larvaire (*Actinotrocha*) étant, entre autres particularités, caractérisée par cette circonstance que l'ébauche du tronc de l'adulte (métasome) se développe en son intérieur, à l'état d'invagination de la paroi du corps, circonstance évidemment cœnogénétique et de nature à modifier grandement l'anatomie de la larve. C'est ainsi que, d'après moi, la grande importance que prend, dans le cours du développement postembryonnaire, la région post-tentaculaire de la larve, ou tronc larvaire, fourni par l'accroissement considérable de la papille anale, d'abord insignifiante, doit être considérée comme le résultat immédiat du développement, en son intérieur, de l'ébauche métasomique.

La première indication de l'ébauche métasomique apparaît chez la jeune Actinotroque à papille anale déjà accrue, sous la forme d'un épaississement épidermique, situé en avant de l'anus et ventralement par rapport à cet orifice, en même temps qu'entre les deux néphridiopores. La situation de l'ébauche métasomique, chez l'Actinotroque, répond, d'une façon absolument frappante, à la situation du «Rumpfkeim» des larves de Polygordius, telle qu'elle a été déterminée par WOLTERECK. Cet auteur a montré, dans une série de recherches[1] que l'ébauche du tronc, tant chez l'endolarve que chez l'exolarve de *Polygordius*, est d'abord préanale et ventrale, n'entourant que secondairement l'anus. Il ne me paraît pas possible de mettre en doute l'homologie de l'ébauche métasomique de l'Actinotroque avec le «Rumpf-

1) WOLTERECK, R. — A. Beiträge zur praktischen Analyse der *Polygordius*-Entwicklung nach dem «Nordsee-» und dem «Mittelmeertypus». I. Der für beide Typen gleichverlaufende Entwicklungsabschnitt: vom Ei bis zum jüngsten Trochophora-Stadium. Arch. Entwicklungsmech. 18. Bd. 1904. — B. Wurm«kopf», Wurmrumpf und Trochophora. Z. Anz. 28. Bd. 1904. — C. Zur Kopffrage der Anneliden. Verh. D. Z. Ges. 15. Vers. 1905.

keim» des *Polygordius*; et, si l'on admet cette homologie, on est tout naturellement conduit à admettre aussi que le «métasome» de l'Actinotroque est l'homologue du tronc des *Polygordius*. Mais il y a dans le développement du tronc des deux types cette différence essentielle que, chez l'Actinotroque, l'ébauche métasomique reste préanale, ce qui fait que, lors de son allongement (peu importe qu'il se fasse à l'état d'invagination), l'anus conserve sa situation en dehors du métasome, tandis que, chez *Polygordius*, l'ébauche du tronc entourant l'anus avant de s'allonger, entraîne celui-ci à son sommet dès le moment où elle s'allonge.

On a toujours considéré que l'ébauche métasomique apparaît ventralement chez l'Actinotroque. Si l'on admet que l'anus occupe l'extrémité postérieure même, l'ébauche métasomique, développée en avant et en dessous de lui est, en effet, incontestablement ventrale . . . Si l'on admet, au contraire, que l'anus, dont la situation, chez l'embryon, est positivement un peu dorsale, n'occupe pas le pôle morphologiquement postérieur, mais est reporté à la face dorsale, on devra en conclure que l'ébauche métasomique apparaît à l'extrémité postérieure, et qu'elle est terminale . . . Or, le fait est que l'anus de l'embryon est reporté vers la face dorsale; le fait est que, chez la jeune Actinotroque, la papille anale est toujours incurvée vers la face dorsale (fig. 37, Pl. 8); le fait est, encore, que, lorsque la papille anale s'est déjà fortement développée, au point de mériter le nom de tronc, elle laisse encore reconnaître la même incurvation, le tronc ne se redressant que plus tard. [Ikeda (01) a observé ce phénomène, mais sans y attacher autrement d'importance; il dit aussi que, chez les jeunes larves, «the trunk was short and showed a slight characteristic curvature, the concavity being turned toward the dorsal side», tandis que, un peu plus tard, «the trunk becomes elongated and straightened out» (p. 535).] Tous ces faits autorisent certainement à se demander si le tronc larvaire, fourni par l'accroissement énorme de la papille anale, n'appartient pas tout entier, morphologiquement s'entend, à la face dorsale, l'axe topographiquement principal, bucco-anal, de l'Actinotroque avancée ne représentant nullement, dans cette hypothèse, l'axe antéro-postérieur morphologique: celui-ci serait donné par une ligne allant de l'extrémité antérieure, disons de la bouche, à l'orifice métasomique.

Qu'arriverait-il si le développement du métasome se faisait, non pas à l'état d'invagination dans l'intérieur du corps larvaire, mais à l'état d'évagination, tout comme le tronc de l'exolarve de *Polygordius*? Cette question me paraît devoir être posée et mériter une réponse. Si le «métasome» de l'Actinotroque se développait comme un appendice de la région post-tentaculaire, la papille anale resterait minuscule et dorsale, conservant l'anus à son sommet. Le tronc de l'Actinotroque ne se développerait pas et il ne se formerait pas davantage un cercle ciliaire périanal. Le métasome se développerait d'avant en arrière, entraînant en son intérieur, tout en lui imprimant une courbure dorsale, le tube digestif, dont la terminaison resterait antéro-dorsale. Ce qui arriverait chez la larve des *Phoronis*, qui ne serait évidemment plus une Actinotroque, si le métasome se développait à l'état d'évagination, c'est exactement ce qui arriverait chez l'exolarve de *Polygordius*, dans le cas où son «Rumpfkeim» se mettrait à croître avant d'avoir entouré l'anus: celui-ci resterait

situé à l'extrémité antérieure du corps, dorsalement. Or, une fois la métamorphose de l'Actinotroque opérée, les rapports du tronc avec le tube digestif sont exactement ceux qui seraient réalisés directement dans le cas du développement du métasome à l'état d'évagination, fait qui autorise la comparaison de ce processus hypothétique avec le développement du tronc des *Polygordius*. Le «Rumpfkeim» des larves de *Polygordius* étant évidemment terminal, l'ébauche métasomique des *Phoronis* le sera également, et l'on arrivera à cette conclusion que, le tronc des *Phoronis* étant l'homologue du tronc des *Polygordius*, dans l'un comme dans l'autre cas l'extrémité aborale du tronc est postérieure. L'anus des *Phoronis* serait donc, si l'on admet ces déductions, antérieur et dorsal, l'ampoule terminale étant postérieure. L'axe principal du corps des *Phoronis* correspondrait à l'axe antéro-postérieur; la face orale du tronc serait ventrale, et sa face anale dorsale. La courte ligne bucco-anale ne représenterait que la partie antérieure de la ligne médio-dorsale.

Si l'on refusait d'admettre que le lieu de formation de l'ébauche métasomique de l'Actinotroque corresponde exactement à son pôle postérieur morphologique, et que l'on préfère voir ce pôle à l'anus, malgré la position incontestablement dorsale de cet orifice, on en serait inévitablement conduit à voir dans le «métasome» de l'Actinotroque une formation ventrale, conception qui me paraît difficile à défendre, à la lumière très vive que projettent sur ce problème les faits du développement du tronc des *Polygordius*, sur lesquels j'ai suffisamment insisté. Toujours est-il que, si l'on adopte l'idée généralement admise, que le métasome de l'Actinotroque est ventral, le tronc tout entier de la *Phoronis*, à l'exception seulement de sa partie supérieure, consistant surtout en la papille anale, est un appendice ventral, dans lequel il serait difficile de voir autre chose qu'un pédoncule énormément développé, devenu de beaucoup la portion principale du corps. Mais il ne saurait plus être question de comparer ce pédoncule, auquel le nom de tronc ne conviendrait que dans un sens descriptif, au tronc des *Polygordius* ou de tout autre Annélide. Il est clair que si l'on voit dans le «tronc» des *Phoronis* l'équivalent morphologique d'un pédoncule ventral, la ligne bucco-anale représentera à elle seule, toute courte qu'elle soit, la ligne médio-dorsale. L'anus sera postérieur, et non plus antérieur comme dans la précédente hypothèse; l'ampoule sera ventrale, et non plus postérieure.

Les deux hypothèses qui viennent d'être formulées, bien que diamétralement opposées, sont basées sur l'interprétation des faits positifs de l'ontogenèse. D'autres hypothèses sont possibles, notamment celle qui a été faite anciennement par Wilson (81) et reprise par Masterman (96[1]): les *Phoronis* dériveraient phylogénétiquement d'ancêtres à tube digestif droit, vivant à la façon de certaines Sabellides, pliés en deux dorsalement, la moitié postérieure du tronc étant appliquée à l'arrière de la moitié antérieure, de telle sorte que l'anus se trouve immédiatement en arrière de la bouche; une soudure intervenant entre les portions de la paroi du corps en contact aurait amené la disparition de la face dorsale et effacé extérieurement l'incurvation de l'animal, le tube digestif seul conservant sa courbure en anse. Dans cette hypothèse, la face dorsale s'effaçant, le tronc serait de nouveau tout entier ventral, à

l'exception de la papille anale, à la fois postérieure et dorsale. Cette hypothèse, tout ingénieuse et séduisante qu'elle soit, n'a malheureusement pour elle aucun fait ontogénétique.

Il faut peut-être en dire autant d'une autre hypothèse, émise par Lang (88[2]), et acceptée notamment par Korschelt & Heider (93, p. 1185), par Schultz (04[1], p. 415) et par Ed. Meyer (05): l'anus des *Phoronis* aurait primitivement siégé à l'extrémité aborale, postérieure, pour remonter ensuite progressivement le long de la ligne médio-dorsale jusqu'à l'extrémité antérieure. Cette hypothèse se heurte d'ailleurs à cette objection sérieuse que le genre de vie des *Phoronis* exige un anus supérieur, cette situation n'ayant guère pu être acquise graduellement, attendu qu'un léger recul de l'anus vers l'extrémité orale aurait été sans utilité pratique pour l'animal.

Aussi me paraît-il ne rester en présence que les deux premières hypothèses, l'une considérant l'anus larvaire comme postérieur et le métasome comme ventral, l'autre considérant l'anus larvaire comme un peu dorsal et le métasome comme postérieur. C'est à la dernière que je crois devoir me rallier, car j'admets l'homologie de l'ébauche métasomique de l'Actinotroque avec le «Rumpfkeim» des larves de *Polygordius*. Le tronc des *Phoronis* est, dans ces conditions, homologue à celui des *Polygordius* et des Annélides en général, et l'extrémité ampullaire des *Phoronis* est morphologiquement postérieure, l'anus étant antéro-dorsal. C'est l'idée de Lang (88[1], p. 183), pour lequel les *Phoronis* ont «After ganz vorn dorsalwärts neben dem Mund».

2. Pédoncule ventral.

J'ai déjà, à propos de la question de savoir quelle est l'orientation du corps des *Phoronis*, fait allusion à ce que, pour bon nombre d'auteurs, le «tronc» de ces animaux est l'équivalent morphologique d'un pédoncule ventral. Caldwell (82) a été le précurseur de cette manière de voir, quand il a dit: «the ventral surface is produced into a «foot», which constitutes the main part of the animal» (p. 372). Blochmann (92) a défendu une conception analogue: «Die Bildung des Schlauches [le «métasome»] an der Ventralseite der *Actinotrocha* als Einstülpung in die Leibeshöhle und das nachherige Übertreten des Darmes in denselben ist als secundärer Vorgang zu betrachten. Ursprünglich war der Schlauch wohl eine als Haftorgan dienende Ausstülpung der ventralen Körperwand, und damit entspricht er dem Stiele der Brachiopoden, der auch der Ventralseite angehört, wie ganz besonders *Lingula* zeigt» (p. 45).

Korschelt & Heider (93) ont admis, de leur côté, que «der Hauptheil des Körpers [der *Phoronis*] seine Entstehung einem übermäßigen Auswachsen der Ventralseite verdankt» (p. 1185), ce qui est peut-être difficilement conciliable avec l'hypothèse formulée un peu plus bas, savoir que «bei den wurmförmigen . . . Vorfahren werden wir eine ganz successive Verlagerung der Afteröffnung längs der dorsalen Mittellinie nach vorne anzunehmen haben, wie

dies z. B. bei den Sipunculiden der Fall ist» (p 1185). Cette hypothèse paraît en effet impliquer que l'extrémité aborale soit morphologiquement postérieure, auquel cas il ne serait plus possible de voir, dans le tronc de la *Phoronis*, une production de la face ventrale. Quoi qu'il en soit. KORSCHELT & HEIDER, dans le paragraphe consacré aux «Molluscoïdes» (Bryozoaires ectoproctes, Brachiopodes et *Phoronis*) en général, établissent le rapprochement suivant: «Wir werden jene Einstülpung der Actinotrocha, aus welcher die Leibeswand des hinteren Körperabschnittes hervorgeht. mit der Saugnapfeinstülpung der Ectoprocten und dem in der Mantelfalte eingesenkten Pedalabschnitt der Brachiopodenlarven homologisiren dürfen . . . Man möchte wohl geneigt sein, das bei den Molluscoidenlarven im eingestülpten Zustande angelegte Hinterende des Körpers, mit welchem sich später die Festheftung vollzieht, mit dem Fuße der Mollusken zu vergleichen . . . so scheinen uns doch für die Aufstellung einer derartigen Homologie bisher nicht genügende Gründe vorzuliegen» (p. 1251).

On voit par ces citations quelle importance théorique il y aurait à décider si le «tronc» des *Phoronis* représente, soit en tout, soit en partie, l'homologue d'un pédoncule ventral.

MASTERMAN (97) a considéré, d'une part, que les *Phoronis*, avec les autres «Diplochordés» (*Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*), ont le tronc incurvé dorsalement: «Metamere with dorsal flexure» (p. 336), et, d'autre part, énumérant les caractères spéciaux aux *Phoronis*, il a admis: «Metamere elongated, with circular and longitudinal muscles» et. immédiatement après: «Permanent fixation by ventral sucker» (p. 364). MASTERMAN considérait d'ailleurs que, chez tous les «Archichordés», le «metamere bears a ventral organ of attachment, ventral sucker» (p. 363). Ces passages montrent que, d'après MASTERMAN, le tronc des *Phoronis* représenterait un «métamère allongé», bien qu'incurvé dorsalement, plus un pédoncule ventral, sans qu'il soit possible de se rendre exactement compte de ce que sont, dans l'esprit de l'auteur, les deux régions correspondant, l'une au «métamère» et l'autre au pédoncule. Cependant, si l'on tient compte de ce que MASTERMAN parle d'un métamère allongé, avec musculature circulaire et longitudinale, on doit comprendre qu'il aperçoit ce «métamère» dans le trônc diminué de toute l'ampoule terminale ou seulement d'une partie de celle-ci, l'équivalent morphologique d'un pédoncule ventral se trouvant dans l'ampoule ou bien dans la portion inférieure de l'ampoule seulement. On sait que MASTERMAN (96^1) avait adopté l'hypothèse de WILSON (81), qui suppose que les *Phoronis* dériveraient d'ancêtres incurvés en U, une soudure s'étant ensuite produite entre la moitié descendante et la moitié ascendante de l'animal. Si le «métamère» des *Phoronis* avait cette origine phylogénétique, on serait peut-être autorisé à attribuer à l'ampoule terminale la valeur d'un pédoncule, à l'intérieur duquel l'anse digestive se serait secondairement prolongée.

En réalité, il me semble que la seule question qui puisse se poser est de savoir si le «métasome» tout entier de l'Actinotroque, naissant à l'état d'invagination, et destiné à fournir la presque totalité du «tronc» de l'adulte (à l'exception seulement de la papille anale et de l'étroite zone annulaire faisant immédiatement suite au lophophore) représente un pédoncule, ou bien si, au contraire, le métasome a la valeur morphologique d'un tronc. J'estime, en effet, que le métasome correspond. soit à un tronc, soit à un pédoncule, et non

pas aux deux à la fois, et qu'il n'existe pas de raisons autorisant à voir, dans le métasome moins l'ampoule terminale, l'équivalent morphologique d'un tronc, l'ampoule seule représentant un pédoncule. La subdivision du «tronc» de la *Phoronis* en une portion s'étendant jusqu'à l'ampoule et en l'ampoule elle-même est extrêmement nette, mais il n'en résulte pourtant pas que l'on soit autorisé à considérer ces deux parties comme morphologiquement différentes; l'ampoule elle-même, d'ailleurs, se subdivise à son tour en deux parties distinctes, dont la terminale constitue un organe fouisseur.

Ce qui me paraît décisif, dans cette question, de même que dans celle de l'orientation de l'animal, c'est la comparaison qui s'impose entre l'ébauche métasomique de l'Actinotroque et le «Rumpfkeim» des larves de *Polygordius*, tel que l'a fait connaître Woltereck[1]). Si l'on admet l'homologie entre ces ébauches, et je ne saurais, quant à moi, m'y refuser, on en arrivera à la conclusion que le tronc non segmenté des *Phoronis* est l'homologue du tronc segmenté des *Polygordius*, ce qui veut dire que l'extrémité aborale des *Phoronis* est morphologiquement postérieure, et non pas ventrale; d'où résulte que, ni le tronc entier de cet animal, ni une partie de ce tronc, ne peut représenter un pédoncule ventral. Il est à peine besoin de répéter que la solution de cette question dépend, avant tout, de ce que l'on aura admis préalablement à la discussion; d'autres prémisses doivent nécessairement conduire à d'autres conclusions.

3. «Segmentation» du corps.

Caldwell (82) a le premier eu l'idée de reconnaître une segmentation chez les *Phoronis* (n'ayant d'ailleurs rien de commun avec la segmentation métamérique), ou du moins chez leur larve. Son texte mérite d'être cité:

«The «segments» of Brachiopoda are represented in *Phoronis* by the three divisions of the larva.

1. Praeoral lobe as far back as the septum [région prétentaculaire];
2. The rest of the body to the anal ring [le tronc larvaire];
3. The invaginated foot» [le «métasome»] (p. 381).

Chez la *Phoronis* adulte, Caldwell n'a, d'ailleurs, avec la grande majorité des auteurs, reconnu qu'une subdivision en deux régions principales: le lophophore et le tronc, ce dernier regardé comme un «pied» (foot).

Benham (89) s'est élevé contre la manière de Caldwell de comprendre les «segments» de l'Actinotroque; quant à lui, il se montre disposé à admettre également trois subdivisions à cette larve: 1. la région prétentaculaire; 2. la région comprise entre le cercle tentaculaire et le cercle périanal, avec le «métasome»; 3. la région délimitée par le cercle périanal (p. 146).

---

1) Woltereck, R. — Cité p. 203.

Une troisième manière de comprendre la segmentation en trois de l'Actinotroque a été trouvée par MASTERMAN (96^2, 97). Cet auteur ayant, au début (96^1), considéré les *Phoronis* adultes elles-mêmes comme composées de trois segments distincts: l'épistome, la région tentaculaire (collar) et le tronc (96^1, p. 59), a décrit, peu après (96^2), l'Actinotroque comme également segmentée en trois: le lobe préoral, la région collaire et le tronc. Et MASTERMAN, se basant sur ce caractère, a placé les *Phoronis* dans un groupe de «Trimetamera», comprenant en outre les «Hemichorda» (*Balanoglossus*, *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*) (96^2, p. 135). Ultérieurement, MASTERMAN (97) a maintenu l'idée que l'Actinotroque serait segmentée en trois: 1. le lobe préoral, «protomère», avec cavité cœlomique impaire, protocèle; 2. la région collaire, «mésomère», avec cavité cœlomique paire, mésocèles; 3. le tronc, «métamère», avec cavité cœlomique paire, métacèles. Cette segmentation était qualifiée d'archimérique, l'auteur mettant d'ailleurs bien en relief qu'elle doit être distinguée de la segmentation métamérique, consistant en la segmentation du «métamère» (p. 330). Mais, dans le même mémoire, MASTERMAN a abandonné l'idée que les trois segments archimériques se retrouvent dans la *Phoronis* adulte. Il indique en effet: «Loss of preoral lobe . . . in adult» (p. 336) et «Loss of protomere . . . in adult» (p. 364). C'est-à-dire que MASTERMAN a renoncé à sa première idée (96^1), d'après laquelle l'épistome des *Phoronis* adultes constituerait un segment distinct. Il ressort aussi de là que MASTERMAN n'aperçoit plus, dans l'épistome de l'adulte, le représentant du lobe préoral larvaire.

L'idée, abandonnée par MASTERMAN (97), de la segmentation en trois des *Phoronis* adultes, a été reprise par C. SCHNEIDER (02), pour lequel ces animaux sont des «Trimeria», constitués par l'épistome, ou «prosoma» (p. 223), ayant pour cavité le «procèle»; le lophophore, ou «mésosoma» (p. 225), ayant pour cavité le «mésocèle»; et le tronc, ou «métasoma» (p. 226) ayant pour cavité le «cœlome» (fig. 279). [L'idée serait juste que la terminologie n'en serait pas moins inadmissible.]

De son côté, E. SCHULTZ, bien qu'il ait reconnu que l'Actinotroque n'est pas segmentée en trois, admet que les *Phoronis* adultes sont des «Triarticulata»; «*Phoronis* also und nicht *Actinotrocha* weist jene deutliche Trimetamerie auf» (03^1, p. 410) et: «Also erst bei der fertigen *Phoronis* ist jener triartikulate Typus erreicht, den MASTERMAN in der Actinotrocha zu finden glaubte» (03^2, p. 488).

Quelles sont donc les dispositions anatomiques réelles, réalisées chez l'Actinotroque d'abord, et chez la *Phoronis* ensuite?

Il n'existe, chez l'Actinotroque, qu'une seule subdivision du corps, marquée extérieurement par le cercle tentaculaire et intérieurement par le septum, suivant ce cercle en arrière, subdivision pour la première fois reconnue par CALDWELL (82), et vérifiée, depuis lors, par tous les auteurs ayant étudié la question [ROULE (00^2) seul excepté]. Ce septum partage l'Actinotroque en deux régions: la région préseptale et la region post-septale. La région préseptale (tout entière qualifiée par CALDWELL de «lobe préoral», ce qui est inadmissible) se divise à son tour, extérieurement du moins, en le capuchon céphalique, sur-

plombant la bouche, et pouvant recevoir le nom de lobe préoral, et la région s'étendant, en arrière de la bouche, jusqu'au cercle tentaculaire, et à laquelle je laisserai le nom de région collaire, tout en spécifiant bien que ce nom n'implique aucunement les homologies que MASTERMAN avait en vue d'exprimer quand il a pour la première fois appliqué à la région en question le nom de «collar» (96[2]) — après avoir d'ailleurs déjà désigné par le même terme le lophophore des *Phoronis* adultes (96[1]).

Pour MASTERMAN, le lobe préoral et la région collaire constituent des «segments» (archimériques, s'entend!) distincts, possédant des cavités cœlomiques propres. Si j'en excepte encore MENON (02), d'après lequel la région préseptale de l'Actinotroque serait réellement subdivisée en une région préorale et une région collaire entièrement séparées, l'idée de CALDWELL (82), d'après laquelle la région prétentaculaire (son «lobe préoral») est indivise, a été confirmée par tous les auteurs ultérieurs: IKEDA (01), DE SELYS (02, 04), GOODRICH (03), SCHULTZ (03[2]), COWLES (04[1]) et SCHEPOTIEFF (06). Nous sommes en outre tous d'accord pour reconnaître, à la suite d'IKEDA, que la cavité préseptale, commune au lobe préoral et à la région collaire, est hæmocélique, et non pas cœlomique, comme l'aurait voulu MASTERMAN.

Quant à la région post-tentaculaire de l'Actinotroque, je suis, cette fois, tout à fait d'accord avec MASTERMAN pour la considérer comme indivise, et la qualifier de tronc, ce qui ne veut d'ailleurs nullement dire qu'elle représente un «segment». Si l'on considère que ce tronc larvaire est entièrement fourni par l'accroissement de la papille anale embryonnaire, cet accroissement étant consécutif à l'apparition de l'ébauche métasomique et s'expliquant par ce que le tronc larvaire doit loger le métasome développé en son intérieur, on estimera, sans aucun doute, que la distinction, tentée par CALDWELL, entre le tronc larvaire et le métasome qu'il renferme, comme deux «segments» distincts, est artificielle et sans fondement: le tronc larvaire et le métasome en son intérieur constituent une seule unité morphologique. Quant à l'idée émise par BENHAM (89), d'après laquelle le tronc, du cercle tentaculaire au cercle périanal, représenterait un segment, et la région délimitée par le cercle périanal un autre segment, elle me paraît absolument intenable, à tel point que je crois inutile de la discuter.

Reste la subdivision en deux, en région prétentaculaire et région post-tentaculaire, non seulement bien réelle, mais absolument essentielle et caractéristique de l'anatomie de l'Actinotroque.

Chez la jeune Actinotroque (fig. 33, Pl. 8) la région prétentaculaire, comprenant d'ailleurs les tentacules, extérieurement subdivisée en lobe préoral et région collaire, forme à elle seule la presque totalité du corps de l'animal: le tronc larvaire n'est représenté que par la région relativement très réduite qui s'étend en arrière du cercle tentaculaire et constitue la papille anale. C'est seulement au cours du développement postembryonnaire que la papille anale, s'accroissant démesurément, devient de beaucoup la portion principale du corps: le tronc larvaire, logeant le métasome. La cavité du tronc larvaire est cœlomique, à la différence de la cavité de la région prétentaculaire, qui est hæmocélique.

Si l'origine et la constitution de la région prétentaculaire et de la région post-tenta-

culaire de l'Actinotroque sont à ce point différentes, le sort, essentiellement différent, que la métamorphose réserve à l'une et à l'autre, accentue encore la distinction qu'il convient de faire entre elles: en effet, au cours de la métamorphose, les parois de la région prétentaculaire, c'est-à-dire tout le lobe préoral et la région collaire y compris les tentacules larvaires, se détachent et sont avalées, tandis que la paroi du tronc larvaire subsiste, se contractant seulement fortement, au point de se réduire aux faibles proportions de la papille anale de l'adulte. Simple papille anale chez la jeune larve, le tronc larvaire reprend donc son état primitif après la métamorphose, ce qui justifie bien, me semble-t-il, l'idée que le tronc larvaire ne doit son grand développement qu'au mode particulier de formation du métasome. Et j'estime qu'il tombe sous le sens que, si le métasome se développait à l'état évaginé, la papille anale larvaire ne subirait pas d'accroissement sensible, et constituerait directement la papille anale de l'adulte; cette idée justifie l'opinion que le tronc larvaire ne constitue, avec le métasome, qu'une seule unité morphologique.

A la suite de la métamorphose, le corps de l'adulte s'édifie, pour la plus grande partie, aux dépens du métasome dévaginé, celui-ci constituant, avec la papille anale produite par le tronc larvaire contracté, le tronc de l'adulte; le lophophore de l'adulte s'établit, en effet, aux dépens du cercle tentaculaire définitif, qui se forme, dès avant la métamorphose, en arrière du cercle tentaculaire larvaire.

Dans ces conditions, si nous voulons appliquer à l'Actinotroque les termes de «prosome» et de «métasome», tels qu'ils ont été définis par HATSCHEK (88), il me semble qu'il faudra considérer comme prosome toute la région prétentaculaire, et comme métasome toute la région post-tentaculaire, c'est-à-dire le tronc larvaire plus l'ébauche invaginée qu'il renferme, et non pas cette dernière seulement. Cela admis, on constatera que le prosome, prépondérant au début du développement, perd de plus en plus de son importance relative à mesure que se développe le métasome: et la métamorphose a pour conséquence la disparition presque complète du prosome, la portion postérieure de celui-ci, en continuité avec le métasome, subsistant seule, pour former le lophophore, tandis que le métasome, tant le tronc larvaire que l'invagination qu'il renferme, constitue le tronc de l'adulte. Sans doute, il y aurait d'autres manières d'appliquer à l'Actinotroque les conceptions de prosome et de métasome. On pourrait ne considérer comme prosome que la portion de la région préseptale qui se perd au cours de la métamorphose, et voir le métasome dans l'ébauche lophophorale, le tronc larvaire et l'invagination . . . On pourrait encore considérer comme prosome tout le corps larvaire et comme métasome l'ébauche invaginée seule, et cette conception est assurément la plus pratique: c'est ce qui m'a toujours fait appliquer le nom de «métasome» à l'ébauche invaginée du tronc de l'adulte, bien que j'estime qu'il n'est pas tout à fait correct, morphologiquement, dans ce sens, attendu qu'il met en opposition le tronc larvaire et l'invagination qu'il renferme, ce qui me paraît irrationnel. Quoi qu'il en soit, il est peu de formes larvaires chez lesquelles la distinction en un prosome et un métasome soit aussi bien justifiée que chez l'Actinotroque.

Si nous passons maintenant à l'examen de la question d'une «segmentation» éventuelle des *Phoronis* adultes, nous nous rappellerons que l'idée d'une segmentation de ces animaux en trois régions, épistome, lophophore et tronc, d'abord émise par MASTERMAN (96[1]), puis abandonnée par lui (97) a été reprise par C. SCHNEIDER (02) et E. SCHULTZ (03[1]), pour lesquels les *Phoronis* sont des «Trimeria» ou des «Triarticulata». Tous les autres auteurs, à ma connaissance, s'accordent absolument pour ne reconnaître que deux régions aux *Phoronis*: le lophophore (l'épistome n'en étant qu'une dépendance) et le tronc. [A ce propos, je crois devoir relever que c'est à tort que SCHULTZ (03[1], p. 416) paraît vouloir attribuer à SCHIMKÉVITSCH (92) la priorité de l'incorporation des *Phoronis* aux «Triarticulata»: SCHIMKÉVITSCH n'a compris, sous ce nom, que les Brachiopodes et les Chætognathes — je n'examine d'ailleurs pas si c'est à bon droit. — Il dit positivement que le «lobe céphalique» (l'épistome) et les tentacules (le lophophore) des *Phoronis* «ont été pourvus de la cavité provenant d'un seul segment commun» (p. 227), tout en admettant que ce segment unique se serait ultérieurement divisé en deux parties; mais cela chez d'autres formes, telles que *Cephalodiscus*.]

En réalité, comme je l'ai montré ci-dessus, d'accord avec la presque unanimité des auteurs, l'épistome n'est qu'incomplètement séparé du lophophore, et il ne constitue nullement, en fait, un «segment» distinct. Il n'existe aucune raison, à mon sens, pour lui attribuer quand même la valeur morphologique d'un segment, et peu importe, à cet égard, qu'il représente ou non le lobe préoral larvaire: le fait, c'est que ce lobe préoral est perdu au cours de la métamorphose; mais, voulut-on, ce qui peut se soutenir, voir quand même dans l'épistome l'équivalent du lobe préoral, qu'il n'en résulterait pas encore que l'épistome est un «segment» distinct, puisque le lobe préoral larvaire n'a pas cette valeur morphologique.

Quant au tronc des *Phoronis*, il ne montre aucune trace de segmentation, et j'estime, contrairement à HATSCHEK (91, p. 409), qu'il faut y voir, ainsi que chez les autres «Tentaculata», un métasome non segmenté, c'est-à-dire l'homologue du tronc tout entier des formes segmentées, bien plutôt que l'équivalent morphologique d'un seul segment, comme le voudrait HATSCHEK. D'après cet auteur, les *Phoronis* et autres «Tentaculata» seraient des formes segmentées à un seul segment.

Pour conclure, les *Phoronis* ne sont pas segmentées, pas même «archimériquement». Tout ce qu'elles laissent reconnaître, c'est une certaine céphalisation, s'exprimant par leur subdivision en un lophophore (prosome) et un tronc (métasome), cette subdivision pouvant d'ailleurs être le vestige d'une ancienne segmentation (voir plus loin, à Conclusion).

4. Dissymétrie du tronc.

Le tronc des *Phoronis* adultes accuse une dissymétrie marquée, à l'exception, toutefois, de sa région supérieure, qui est parfaitement symétrique. Cette dissymétrie est particulièrement forte dans la région moyenne du tronc, et consiste en une prépondérance de la

moitié gauche, s'exprimant: par le développement plus grand de la musculature longitudinale — du moins chez bon nombre d'espèces — par l'existence, à gauche seulement, sauf exceptions, du nerf latéral, et par le fait, constant, que le vaisseau latéral se trouve du côté gauche, ce qui marche de pair avec la présence des organes sexuels à gauche seulement.

En ce qui concerne le nerf latéral, il ne saurait y avoir de doute qu'il soit primitivement pair, et que son manque du côté droit soit le résultat d'une atrophie secondaire. Le fait, établi par Benham (89) et vérifié par Masterman (96[1], p. 61) que, chez *Ph. australis*, il existe constamment deux nerfs latéraux symétriques suffit à démontrer cette thèse. A son appui viennent encore les observations d'Andrews (90[1]) et de Torrey (01), d'après lesquelles il existe chez *Ph. architecta* et *Ph. pacifica* un nerf latéral gauche bien développé et un nerf latéral droit rudimentaire, sans extension. Enfin, il convient de rappeler que, chez des espèces n'ayant habituellement que le nerf gauche, on peut exceptionnellement rencontrer des individus possédant deux nerfs, droit et gauche (fig. 18, Pl, 5) ou même le nerf droit seulement (fig. 17).

Quant au vaisseau latéral, ou vaisseau efférent, il est d'usage de le considérer comme d'origine médio-ventrale, et d'admettre qu'il a reculé secondairement vers la gauche. C'est une manière de voir à laquelle, en de précédentes occasions (03, 04) déjà, j'en ai opposé une autre: il y aurait eu primitivement deux vaisseaux latéraux symétriques, et le vaisseau latéral droit aurait secondairement disparu. C'est une interprétation que je maintiens absolument, attendu qu'elle a pour elle les faits ontogénétiques et que les dispositions anatomiques de l'adulte elles-mêmes lui sont favorables, à mon avis du moins. L'ontogenèse apprend, en effet, que, contrairement à ce que la plupart des auteurs ont décrit, le vaisseau latéral se forme chez l'Actinotroque, non pas médio-ventralement, mais à la face dorso-latérale gauche de l'estomac, parallèlement au vaisseau médian, qui apparaît suivant la ligne médio-dorsale de cet organe. Cette observation est d'ailleurs d'accord avec les données d'A. Schneider (62), qui a déjà reconnu que, chez *A. branchiata*, les deux vaisseaux longitudinaux s'établissent à la face dorsale de l'estomac. Sans doute, ce fait positif (fig. 40, Pl 8) ne prouve aucunement que le vaisseau latéral ait été primitivement pair, mais il établit du moins que ce vaisseau est latéral en même temps que dorsal dès son apparition, et non pas médio-ventral.

Si nous envisageons maintenant les dispositions réalisées chez l'adulte par le vaisseau latéral, nous constaterons, fait que j'ai déjà relevé autrefois (04), que ce vaisseau se bifurque à son extrémité supérieure en deux branches, dont l'une continue tout droit, tandis que l'autre passe en avant, puis sur la droite de l'œsophage; de sorte que, dans l'extrémité supérieure du tronc, le vaisseau latéral est représenté par deux branches parfaitement symétriques; autrement dit il y a, dans l'extrémité supérieure du tronc, là où n'existe pas la dissymétrie s'observant dans le reste de cette région, deux vaisseaux latéraux, l'un droit et l'autre gauche.

Dans l'extrémité ampullaire du tronc, il arrive, d'autre part, de trouver des indications d'un vaisseau latéral droit rudimentaire. Le vaisseau latéral gauche se présente, à ce niveau, sous la forme d'un espace sanguin incomplètement séparé du sinus péristomacal, dont la

position correspond au bourrelet digestif gauche. Du vaisseau latéral partent les capillaires en cœcum sur lesquels est développé le corps adipeux et, éventuellement, les organes sexuels. Or, au bourrelet digestif droit répond une partie du réseau péristomacal, mal individualisée il est vrai, mais caractérisée en ce qu'elle aussi constitue un centre d'irradiation de capillaires en cœcum, sur lesquels se développe un corps adipeux rudimentaire. Il me semble qu'il y a tout lieu de voir, dans la lacune sanguine en question, parfaitement symétrique au vaisseau latéral gauche, le vestige de la partie inférieure d'un vaisseau latéral droit, dont la partie supérieure se trouve dans la branche droite de la bifurcation mettant le vaisseau latéral en rapport avec le vaisseau lophophoral. Le vaisseau latéral droit n'aurait complètement disparu que dans la région moyenne du tronc, qui est celle dont la dissymétrie est la plus forte.

La cause de la dissymétrie du tronc des *Phoronis* réside probablement en ce que ce tronc naît, chez l'Actinotroque, sous la forme du «métasome» invaginé à l'intérieur du tronc larvaire, le métasome, pour trouver place dans cet espace, décrivant des circonvolutions compliquées, tout en se logeant principalement dans la moitié gauche de la larve (fig. 6, Pl. 9). La partie proximale du métasome, c'est-à-dire celle qui avoisine l'orifice métasomique, est d'ailleurs toujours infléchie vers la gauche (fig. 5, Pl. 9), de sorte que les deux faces, droite et gauche, du métasome prennent à peu près certainement un développement différent en raison même de l'état de flexion différent auquel elles sont soumises préalablement à la métamorphose. Ce qui est certain, c'est que la dissymétrie du métasome existe dès avant la métamorphose, particulièrement accusée chez *A. branchiata*, tant par la prépondérance de la musculature longitudinale gauche que par l'existence du seul nerf latéral gauche (fig. 6, Pl. 9). La dissymétrie caractéristique du tronc des *Phoronis* est donc très vraisemblablement le résultat du mode de développement du métasome à l'état d'invagination. Rien, dans le genre de vie de l'adulte, n'explique comment cette dissymétrie pourrait avoir été acquise comme une conséquence de ce genre de vie, et l'on n'aperçoit pas davantage en quoi cette dissymétrie pourrait être avantageuse pour l'animal.

Il est important de constater que, sans cette dissymétrie assurément secondaire, les *Phoronis* auraient certainement deux nerfs latéraux et probablement aussi deux vaisseaux latéraux; les organes sexuels, par suite, auraient également été originairement pairs, et non pas développés du côté gauche seulement.

5. Couronne tentaculaire.

La couronne tentaculaire de l'adulte présente une complication graduellement acquise au cours de l'accroissement consécutif à la métamorphose et résultant de l'augmentation du nombre des tentacules. Cette multiplication des tentacules est suivie de la soudure de leurs portions inférieures et d'une modification de leur disposition d'ensemble. Cette complication,

dont le degré varie avec les espèces, est évidemment secondaire, et il est absolument nécessaire, pour se faire une idée de la valeur morphologique de la couronne tentaculaire, de s'en rapporter aux données ontogénétiques.

Chez toutes les espèces, la couronne tentaculaire définitive apparaît en arrière et plus ou moins indépendamment du cercle tentaculaire larvaire. Celui-ci, comme on sait, se forme aux dépens d'une ébauche ciliée continue, le cercle ciliaire postoral, entourant la larve obliquement de haut en bas et d'avant en arrière. Ce cercle ciliaire est comparable au cingulum de la Trochophore. Les tentacules larvaires se développent successivement, par paires, la première paire formée étant ventrale et les nouvelles paires s'ajoutant successivement vers la face dorsale. Les bourgeons tentaculaires définitifs apparaissent, chez certaines espèces, comme des différenciations de la base même des tentacules larvaires, d'où résulte qu'ils leur correspondent par le nombre et la position, et aussi, semble-t-il, par l'ordre d'apparition. Chez d'autres espèces [*A. branchiata*, *A. Wilsoni B*], au contraire, les bourgeons tentaculaires définitifs naissent en deux séries symétriques, aux flancs de la larve, en arrière et indépendamment des tentacules larvaires. Chez ces espèces, les nouveaux tentacules définitifs s'ajoutent aussi bien ventralement que dorsalement, et les tentacules définitifs ne tardent pas à être plus serrés à la face ventrale que les tentacules larvaires. L'ordre d'apparition des tentacules définitifs, chez ces espèces, rappelle absolument ce qui se passe chez les Bryozoaires gymnolémates [Korschelt & Heider, 93, p. 1213], et l'on peut admettre que la bilatéralité de l'ébauche lophophorale est palingénétique. Cette hypothèse trouve un grand appui dans ce fait que, lors de la régénération du lophophore, le cercle tentaculaire s'édifie aux dépens de deux ébauches symétriques, et ce non seulement chez *Ph. Mülleri*, où il en est de même dans l'ontogenèse (*A. branchiata*), mais aussi chez des espèces dans l'ontogenèse desquelles la bilatéralité de l'ébauche lophophorale est effacée. En réalité, l'ébauche lophophorale est toujours bilatérale, strictement parlant, attendu qu'elle est, dans tous les cas, composée de deux moitiés symétriques, et qu'il n'y a jamais de tentacule médian, mais les espèces chez lesquelles le cercle tentaculaire définitif se forme aux dépens de deux moitiés bien séparées n'en sont pas moins l'exception.

La métamorphose entraîne la chute des tentacules larvaires et leur remplacement par les tentacules définitifs, ces derniers se trouvant disposés suivant la zone annulaire qui s'étend de la base d'insertion des tentacules larvaires à l'insertion pariétale du septum. Les tentacules définitifs se distinguent des tentacules larvaires, si on laisse de côté les différences relatives à l'épiderme de leur paroi, en ce que leur cavité est formée par un prolongement du cœlome lophophoral, partiellement refoulé par un vaisseau sanguin, reste de la cavité hæmocélique préseptale, qui remplissait à elle seule les tentacules larvaires ainsi que toute la région prétentaculaire. La formation des tentacules définitifs est évidemment en rapport avec l'entrée en fonction du système sanguin, et ces appendices, tout en jouant leur rôle dans la préhension des aliments, sont des filaments branchiaux.

L'ébauche lophophorale, telle qu'elle se présente chez la larve, constitue un cercle incomplet, dont la partie médio-dorsale manque; autrement dit, elle a la forme d'un fer à cheval ouvert dorsalement. Ce fer à cheval se compose de deux moitiés symétriques, généralement confluentes médio-ventralement, mais bien distinctes chez quelques espèces.

Après la métamorphose, la portion dorsale du cercle tentaculaire est fortement refoulée en dedans, ce qui a pour effet de subdiviser le cercle en un arc externe et un arc interne, en continuité l'un avec l'autre sur les côtés et en arrière de la bouche. Les deux arcs du cercle tentaculaire délimitent l'espace buccal; l'arc interne délimite la concavité lophophorale ou espace atrial, dans lequel est située la papille anale. Chez toutes les espèces, l'arc interne est interrompu dans le plan médian, de telle sorte que la forme véritable du cercle tentaculaire est celle d'un fer à cheval dont les branches seraient repliées vers l'intérieur, au milieu de leur longueur, et fortement rapprochées l'une de l'autre par leur extrémité. Cette couronne tentaculaire est absolument symétrique et partagée en deux moitiés semblables par le plan médian. Tandis que, chez la plupart des espèces, les tentacules prébuccaux sont d'une longueur égale à ceux de tous les autres tentacules de la rangée interne, chez *Ph. Mülleri* (la forme adulte d'*A. branchiata*, larve caractérisée par la bilatéralité accusée de son ébauche lophophorale), les tentacules prébuccaux vont en diminuant de longueur vers le plan médian, de nouveaux tentacules paraissant s'intercaler, chez cette espèce, de part et d'autre du plan médian, non seulement en arrière de la bouche, ce qui est le cas général, mais aussi en avant d'elle. La bilatéralité de la couronne tentaculaire, d'ailleurs réalisée chez toutes les espèces, se trouve ainsi particulièrement accentuée chez *Ph. Mülleri*.

Tandis que, immédiatement après la métamorphose, tout le cercle tentaculaire entoure la bouche, plus tard, quand le nombre des tentacules s'accroît, ce ne sont plus que les portions médianes de la couronne tentaculaire qui confinent à cet orifice. Les portions latérales de cette couronne, correspondant aux branches du fer à cheval recourbées sur elles-mêmes, délimitent dès lors les gouttières buccales. Celles-ci peuvent subir un enroulement en volute, dont le nombre de tours de spire va s'accroissant avec l'âge, et auquel participent naturellement les deux rangées de tentacules. Mais, comme je le disais plus haut, cette complication n'est pas essentielle. Primitivement, la couronne tentaculaire des *Phoronis* représente un cercle entourant la bouche, déprimé dans sa partie postérieure ou dorsale par la papille anale, et formé de deux moitiés symétriques.

La couronne tentaculaire des *Phoronis* peut se comparer aux dispositions similaires réalisées chez les Bryozoaires ectoproctes, et tout particulièrement les Phylactolémates, chez les Annélides Polychètes serpulimorphes [dans le sens de Grobben[1])], les Sipunculides, les Brachiopodes, et enfin *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*. Tous les animaux dont les *Phoronis* ont été successivement rapprochées possèdent en effet des appendices plus ou moins comparables aux

1) Grobben, K. — Lehrbuch der Zoologie (7. neubearbeitete Auflage des Lehrbuches von C. Claus). Marburg i. H. 1905 p. 377.

tentacules des *Phoronis*. L'examen détaillé de ces ressemblances pourrait entraîner fort loin et n'a d'intérêt que pour autant que l'on admette des affinités entre les types comparés. Cette question sera examinée plus loin, à propos de la discussion des affinités des *Phoronis* avec différents groupes.

6. Système nerveux.

Le système nerveux, entièrement épidermique, des *Phoronis* mérite d'être considéré chez la larve d'abord et chez l'adulte ensuite.

Chez l'Actinotroque, il existe un ganglion central, occupant le milieu de la face dorsale du lobe préoral; de ce ganglion s'irradient de nombreuses fibrilles nerveuses allant jusqu'au bord libre du lobe préoral [Ikeda (01)], tandis que trois nerfs parallèles se portent en avant, suivant la ligne médio-dorsale de cette région. Chez certaines espèces (*A. branchiata*, etc.), un organe sensoriel est développé sur le trajet de ces trois nerfs, constitué par une papille épidermique fortement ciliée.

D'après Masterman (97), le ganglion larvaire est normalement creusé d'une dépression centrale, dont il a comparé l'embouchure à un neuropore. Mais, bien que cette opinion ait été adoptée par Menon (02), qui va jusqu'à considérer le ganglion de l'Actinotroque comme tubulaire, les recherches d'Ikeda (01), probantes entre 'toutes, tendent à établir que la dépression que Masterman avait en vue est le résultat d'une contraction. Moi même (02) et Goodrich (03) avons admis la même explication. Masterman (01) ayant d'ailleurs renoncé à voir dans cette dépression l'homologue d'un neuropore, l'existence d'une semblable formation chez l'Actinotroque peut être considérée comme résolue dans le sens négatif.

Masterman (97) a donné du système nerveux de l'Actinotroque une description qu'il eût été très important de voir vérifier. L'auteur admettait, en effet (p. 298 et fig. 47, Pl. 22), l'existence de trois anneaux nerveux, le premier suivant le bord libre du lobe préoral, comprenant le ganglion central, le second suivant en arrière le cercle tentaculaire, et le troisième suivant le cercle périanal; il y aurait eu, en outre, deux cordons nerveux médians, réunissant le deuxième anneau au troisième, l'un dorsal et l'autre ventral. Cette description n'a pas été confirmée et l'on peut considérer comme certain qu'elle ne répond aucunement aux faits objectifs, si l'on s'en rapporte encore une fois à Ikeda (01), qui a pu mettre en évidence, avec la plus grande netteté, des détails du système nerveux certainement plus difficiles à reconnaître que ne le seraient les différents cordons nerveux que Masterman a cru déceler.

En somme, chez l'Actinotroque, la région prétentaculaire, c'est-à-dire le prosome, et tout particulièrement le lobe préoral, a seule un système nerveux un peu différencié du plexus épidermique, dont il faut bien admettre l'existence dans toute l'étendue du corps.

La métamorphose entraîne la perte de la paroi prosomique, et avec elle la disparition du ganglion larvaire, avalé avec tout le lobe préoral. Le ganglion de l'adulte, non préformé

chez la larve, doit se constituer aux dépens de l'épiderme de la portion médio-dorsale de la zone annulaire portant l'ébauche de la couronne tentaculaire définitive, interrompue, comme on sait, médio-dorsalement.

Schultz (03[2]) a prétendu que le ganglion définitif s'ébauche, chez l'Actinotroque, immédiatement en arrière du ganglion larvaire, sous la forme d'une invagination. Mais ce soi-disant ganglion invaginé n'est que la portion postérieure du ganglion larvaire, située à une grande distance en avant de la portion médio-dorsale du cercle tentaculaire larvaire. Le ganglion de l'adulte se forme au contraire en arrière des tentacules définitifs, naissant eux-mêmes en arrière des tentacules larvaires, de sorte que l'erreur de Schultz me paraît manifeste. L'origine du ganglion définitif est mal connue, et de nouvelles recherches sont désirables sur cette question importante. Toujours est-il qu'il ne semble pas y avoir de doute possible quant à la région de la paroi larvaire représentant, en puissance, le futur ganglion, et que cette région est la portion médio-dorsale de l'ébauche lophophorale, ébauche annulaire, limitée en avant par le cercle tentaculaire larvaire et en arrière par l'insertion pariétale du septum. Ce que je puis affirmer positivement, c'est que le ganglion définitif ne s'édifie pas, chez l'Actinotroque, sous la forme d'une invagination en arrière du ganglion larvaire. Le ganglion définitif est entièrement indépendant du ganglion de l'Actinotroque.

Le centre nerveux de l'adulte est représenté par un ganglion situé entre la bouche et l'anus, et constituant la partie médio-dorsale d'un nerf périœsophagien, dont la situation répond à l'insertion pariétale du diaphragme. Quelle que soit l'orientation que l'on adopte pour l'animal (et que la courte ligne bucco-anale représente à elle seule toute la ligne médio-dorsale, ou qu'elle représente seulement la partie antérieure de cette ligne), la situation du ganglion est médio-dorsale. Le nerf périœsophagien et le ganglion lui-même ne sont en aucune façon séparés de l'épiderme, et constituent simplement des épaississements localisés de cette couche, avec substance fibrillaire dans la profondeur et cellules ganglionnaires localisées au ganglion. Tout l'épiderme de la concavité lophophorale, et tout particulièrement celui des énigmatiques organes lophophoraux, présente une couche fibrillaire profonde. Il en est de même pour la paroi de la face inférieure de l'épistome et pour celle de l'œsophage, ectoblastique comme on sait.

D'après Schultz (03[1]), le ganglion se formerait, dans la régénération, chez *Ph. Mülleri*, par invagination (p. 406); bien plus, chez cette espèce, le ganglion serait toujours creusé d'une dépression, dont l'auteur qualifie l'orifice externe de neuropore (fig. 6, Pl. 28). C'est là une opinion contre laquelle je me suis déjà élevé en son lieu, et je la considère comme tout aussi peu heureuse que la tentative faite par Masterman pour trouver un neuropore chez l'Actinotroque.

La structure nerveuse la plus spéciale aux *Phoronis* est assurément leur nerf latéral, pair (le droit partiellement ou entièrement atrophié chez la plupart des espèces), émergeant du ganglion central, et se portant, après avoir longé la face interne de la branche ascendante

du canal urinaire correspondant, tout le long de l'insertion pariétale du mésentère latéral, vers l'extrémité aborale du corps; la terminaison distale de ce nerf, et à plus forte raison ses rapports, ne sont pas connus. Le nerf latéral est constitué par un seul cylindraxe, représentant une fibre géante. Sa signification est absolument indéterminée. C'est dire que sa valeur morphologique est tout à fait obscure.

Masterman (96^1) a suggéré que les deux nerfs latéraux résulteraient de la subdivision d'un nerf primitivement impair et dorsal. Schultz (03^1, p. 416) a, de son côté, supposé que le nerf latéral, primitivement médio-dorsal, aurait été secondairement refoulé sur le côté. En réalité, l'hypothèse de Masterman, tout comme celle de Schultz, manquent absolument de base, et il faut se contenter d'accepter comme un fait que le nerf latéral est typiquement pair. Rien n'autorise, selon moi, à supposer que cette paire de fibres nerveuses dérive d'un nerf primitivement médian, la question de savoir si, au cas même où il en serait ainsi, ce nerf serait dorsal, dépendant d'ailleurs absolument de l'orientation que l'on attribue à l'animal.

En somme, le système nerveux des *Phoronis* est extrêmement rudimentaire, et il me semble bien difficile de préciser ses homologies.

7. «Squelette».

Caldwell (82) a exprimé l'opinion que «there is a mesoblastic skeleton in the lophophore» (p. 372), sans en dire plus d'ailleurs. Toutefois, il n'est pas douteux que Caldwell ait eu en vue la couche sous-épidermique, ultérieurement qualifiée de «basement-tissue» par McIntosh (88), et dont cet auteur dit: «this basement-tissue thus performs all the functions of an internal skeleton . . . It has not hitherto, perhaps, received that attention which it merits; indeed some . . . refer to it only incidentally in connexion with other parts as the homogeneous basement membrane» (p. 8—9). McIntosh admet que «this basement-tissue anteriorly forms the skeletogeneous layer in the tentacles» (p. 8).

D'autre part, Benham (89) a reconnu l'existence d'une couche qu'il qualifie de «basement-membrane, or better basement-tissue» . . . «an almost homogeneous layer of considerable thickness» (p. 132), différente du squelette des tentacules, l'auteur montrant clairement, dans sa fig. 14, le «skeleton resting on the basement tissue» (p. 130).

Masterman (96^1), à son tour, a reconnu le «basement-tissue», dont il dit: «this skeletal structure does not appear to differ in any essential degree from cartilage, and may be directly compared to the ‚chondroid tissue' of *Balanoglossus*» (p. 62). Le même auteur a ensuite émis l'avis que les *Phoronis* adultes ont «a well-developed mesoblastic skeleton of chondroid tissue comparable to that of the Vertebrata, replacing, in them, the notochord . . .» (96^2, p. 129). Ultérieurement, Masterman a maintenu le «great development of chondroid tissue» au nombre des caractères des Phoronidiens (97, p. 364).

Par contre, Cori (90) n'a considéré comme «Stützsubstanz» que la couche squelettique des tentacules, n'admettant, dans le restant de la paroi du corps, qu'une membrane basale excessivement mince, non équivalente au «basement-tissue» de M^c^Intosh (p. 507).

Plus récemment, enfin, C. Schneider (02) a appliqué à la couche de soutien développée à la face profonde de l'épiderme des *Phoronis* le nom de «Grenzlamelle» (fig. 192, p. 139).

Ainsi que je l'ai montré dans la partie descriptive (p. 41), il existe, à la face profonde de l'épiderme de toutes les *Phoronis*, une couche de soutien dont le développement varie d'une espèce à l'autre, et, chez une même espèce, d'une région du corps à l'autre. C'est évidemment à cette couche que Caldwell (82) faisait allusion quand il a parlé d'une «homogeneous basement-membrane» (p. 372), et le «mesoblastic skeleton» qu'il reconnaît d'autre part au lophophore ne représente, sans doute, qu'une portion particulièrement épaisse de cette couche, à moins que Caldwell ait entendu n'appliquer ce terme qu'au squelette des tentacules. C'est à cette couche, développée dans la profondeur de l'épiderme dans toute son étendue, que M^c^Intosh (88) a donné le nom de «basement-tissue» et c'est dans le même sens que Benham (89) a employé ce nom, tout en distinguant le squelette des tentacules comme une formation différente du «basement-tissue». C'est la même couche, toujours, que Masterman (96[1], 97) considère comme un squelette chondroïde bien développé, qu'Andrews (90[1]) appelle «supporting tissue» (p. 448), Torrey (01) «basement-membrane» (fig. 2) et C. Schneider (02) «Grenzlamelle». Ce ne peut être, enfin, que la même couche que Cori (90) avait en vue quand il a noté l'existence d'une membrane basale extrêmement mince dans la profondeur de l'épiderme, distincte de la «Stützsubstanz» des tentacules.

Entre tous ces noms différents appliqués à une même formation, c'est encore à celui de «membrane basale» que je crois devoir donner la préférence.

Je ne perds pas de vue que Spengel (93, p. 450-1) a fort justement relevé que le terme de «membrane basale» a été employé pour des formations morphologiquement différentes, plusieurs définitions contradictoires ayant été données de ce terme. Aussi cet auteur a-t-il écarté le terme de membrane basale et l'a-t-il remplacé, pour la désignation des lamelles sans structure développées, chez les Entéropneustes, partout où deux couches épithéliales sont en contact l'une avec l'autre, par celui de «membrane limitante» (Grenzmembran). Spengel a admis que, dans la paroi du corps, cette membrane est produite à la fois par l'épiderme et par la musculature (p. 452).

Chez *Phoronis*, la «membrane basale» se trouve non seulement dans la paroi du corps, mais dans la profondeur de toutes les couches mésoblastiques, c'est-à-dire dans la paroi du tube digestif, dans les mésentères et le diaphragme, et dans la paroi des vaisseaux. Là où elle est située entre deux feuillets mésodermiques, comme dans les mésentères et le diaphragme, son origine exclusivement mésoblastique est évidente, et rien n'indique que, dans la paroi du corps, l'épiderme contribue à son élaboration. Dans les organes lophophoraux, exclusivement formés par une duplicature épidermique, les deux feuillets de cette duplicature sont immédiatement appliqués l'un sur l'autre, sans interposition d'aucune membrane basale. Dans ces

conditions, il me paraît assez invraisemblable que l'épiderme entre pour une part dans la formation de la membrane basale de la paroi du corps des *Phoronis*; et il ne me semble d'ailleurs pas du tout certain qu'il en soit autrement chez les Entéropneustes, l'homologie de la couche désignée chez eux sous le nom de «Grenzmembran» par Spengel avec celle que je qualifie de «membrane basale» chez les *Phoronis* ne pouvant guère être mise en doute.

Dans la majeure partie de la paroi du corps, la membrane basale des *Phoronis* n'a qu'une assez faible épaisseur, et c'est à la hauteur du nerf circulaire qu'elle atteint son plus grand développement; à ce niveau, elle se continue entre les deux feuillets du diaphragme. Même dans cette partie de son étendue, la membrane basale n'a pas grande importance chez certaines espèces, par exemple chez *Ph. psammophila*, tandis qu'elle atteint les proportions d'une couche fort épaisse chez d'autres espèces, notamment *Ph. hippocrepia* (fig. 15, Pl. 3), et, plus encore, d'après Benham, M^c^Intosh et Masterman, chez *Ph. australis* et *Ph. Buskii*. D'après Benham et Masterman, la membrane basale aurait, chez ces deux espèces, une structure rappelant celle du cartilage; mais c'est là une assertion qui me paraît avoir besoin de vérification. Quand, chez *Ph. hippocrepia*, j'ai rencontré des cellules apparemment situées dans l'épaisseur de la substance, j'ai toujours cru pouvoir me convaincre que ces cellules dépendaient en réalité du revêtement péritonéal sous-jacent, de sorte que je crois pouvoir mettre en doute la légitimité de la comparaison de la substance de soutien des *Phoronis* avec le cartilage, pour autant que cette comparaison ne soit pas absolument superficielle. Toujours est-il que je considère comme tout à fait intenable l'idée que les *Phoronis* auraient, comme le veut Masterman (96^2), un tissu chondroïde bien développé, comparable à celui des Vertébrés (p. 129). Pour ma part, je préfère réserver à la substance de soutien des tentacules, différente de celle du restant de la paroi du corps, le nom de squelette, ce mot n'ayant d'ailleurs, il est à peine besoin de le constater, qu'un sens morphologique assez imprécis. En fait, les *Phoronis* n'ont, en guise de squelette, qu'une membrane basale fortement épaissie dans la région lophophorale, et présentant peut-être, chez quelques espèces, une certaine analogie avec le cartilage, sans qu'il soit possible d'apercevoir des homologies entre ces formations.

8. Tube digestif.

Le tube digestif de la *Phoronis* dérivant tout entier et directement de celui de l'Actinotroque, il est nécessaire de rappeler tout d'abord quelles sont les subdivisions et les particularités du tube digestif larvaire.

Chez l'Actinotroque, le tube digestif présente trois subdivisions bien nettes: l'œsophage, l'estomac et l'intestin. L'étude du développement embryonnaire démontre que l'œsophage est d'origine stomodéale, le dernier reste du blastopore se retrouvant à la limite entre l'œsophage et l'estomac; elle démontre aussi que l'estomac et l'intestin résultent d'une sub-

division de l'entéron primitif. En ce qui concerne la formation d'un proctodéum, il s'en faut de beaucoup qu'elle soit même probable; il est au contraire certain que, quand une invagination proctodéale a été décrite [Roule (00[2])], c'est en présence de la «fossette postérieure», sous-anale, ébauche des néphridies, que l'auteur s'est trouvé. Il est non moins certain que l'intestin larvaire dérive du fond du cul-de-sac entérique, de sorte que le manque de proctodéum est vraisemblablement complet chez l'Actinotroque. Je mentionne en passant une idée de Shearer (06), d'après laquelle «. . . it is not impossible that the anal pit [la fossette postérieure] in the young Actinotrocha represents the proctodæum of the Trochophore» (p. 500).

Il importe de constater que l'idée émise par Caldwell (85) d'après laquelle l'anus représenterait la portion postérieure du blastopore, n'a pas été confirmée par les recherches ultérieures. Le blastopore se fermant d'arrière en avant, après rapprochement de ses bords latéraux, il est très difficile, une fois la soudure de ces bords effectuée, et le sillon médio-ventral que cette soudure laisse momentanément après elle, disparu, de déterminer bien exactement jusqu'où s'étendait le blastopore, avant la fermeture de sa partie postérieure. Il n'en est pas moins vrai que, si l'anus représentait la portion postérieure du sillon blastoporique [«ligne primitive» (primitive streak) Caldwell], le fond de l'entéron devrait rester en continuité avec l'ectoblaste, ce qui n'est pas le cas. Aussi, les considérations théoriques, qui ont engendré l'opinion de Caldwell, ne pouvant prévaloir contre les faits, n'y a-t-il aucune raison pour apercevoir dans l'anus la portion postérieure du blastopore, la bouche représentant la portion antérieure de cet orifice. Bien plus, l'hypothèse de Caldwell exigerait que l'anus appartienne à la face ventrale; or, cet orifice n'est pas même terminal, mais un peu dorsal.

L'œsophage de l'Actinotroque, dont l'origine stomodéale est bien établie, constitue un tube à paroi épaisse et ciliée, comportant des fibres musculaires, surtout circulaires, très tôt développées aux dépens du mésenchyme primaire de l'embryon. L'œsophage est l'organe de la déglutition.

L'estomac de l'Actinotroque représente une très vaste chambre cylindrique, dont la paroi est constituée différemment suivant les régions considérées. Dans la partie postérieure de l'organe, elle est très fortement ciliée, de même que suivant une gouttière occupant la ligne médio-dorsale. immédiatement sous-jacente à l'ébauche du vaisseau afférent. Les faces latéro-ventrales de la région moyenne de l'estomac sont caractérisées par la présence de deux bourrelets épithéliaux, saillants dans la cavité digestive, au sein desquels sont englobées les matières alimentaires (Diatomées, etc.), tout comme chez l'adulte.

L'extrémité antérieure de l'estomac larvaire se caractérise. dans les stades avancés, par la présence d'un diverticule ventral, sous-œsophagien, restant impair chez certaines espèces (*A. Sabatieri*), se bifurquant en deux expansions latérales chez d'autres (*A. branchiata*), le diverticule impair ou les diverticules pairs pouvant subir une sorte de vacuolisation de leur paroi. Masterman (96[2], 97) a voulu voir, dans les diverticules stomacaux pairs d'une Actinotroque (*A. branchiata* ?), considérés comme latéro-dorsaux, les homologues de la «notochorde» des Hémichordés» et de la corde dorsale des Chordés, tout en suggérant une autre possi-

bilité, savoir que ces diverticules stomacaux représenteraient une paire de fentes branchiales abortives (97, p. 318), hypothèse préférée par WILLEY (99). Je me suis déjà élevé, en d'autres occasions (02, 04), contre ces hypothèses, et me contenterai de maintenir l'opinion que le diverticule stomacal ventral, sous-œsophagien, pair ou impair, de l'Actinotroque, est sans aucun rapport avec quelque notochorde que ce soit. Quant à moi, je ne vois dans ce diverticule stomacal de l'Actinotroque que l'homologue des lobes hépatiques fréquents chez les Trochophores, notamment chez la larve de *Teredo* [fig. 302, p. 313, de HATSCHEK (91)].

L'intestin de l'Actinotroque ne constitue, au début du développement postembryonnaire, que la très petite portion terminale de l'entéron, séparée par un étranglement de la grande dilatation stomacale. L'intestin remplit alors presque entièrement la minuscule papille anale, et est nettement incurvé, comme celle-ci d'ailleurs, vers la face dorsale. Plus tard, la papille anale s'accroissant et devenant le tronc larvaire, constituant la plus grande région de l'Actinotroque, l'intestin s'accroît considérablement, bien que le développement de l'estomac ait pour conséquence de faire reculer la portion postérieure de cet organe dans le tronc. Peu avant la métamorphose, l'allongement de l'intestin devient beaucoup plus rapide que celui du tronc, d'où résulte que l'intestin, jusqu'alors droit, décrit maintenant quelques circonvolutions dans la partie postérieure du tronc. L'intestin est d'un calibre très restreint, relativement à celui de l'estomac, mais il présente toujours, vers le milieu de son trajet, une dilatation très marquée, à paroi fortement ciliée, dans laquelle s'accumulent, avant leur évacuation, les détritus alimentaires. Dans le reste de son étendue, la lumière de l'intestin est très réduite, au point de devenir imperceptible, tout comme l'anus d'ailleurs, qui n'est bien reconnaissable qu'au moment où il donne passage aux excréments.

La disposition des cavités du corps chez l'Actinotroque fait que, dans la région prétentaculaire, la paroi stomacale, endodermique, est directement baignée par le blastocèle préseptal. Tout l'intestin et la partie de l'estomac répondant à la région post-septale sont, au contraire, tapissés par la splanchnopleure du sac cœlomique du tronc, ce sac donnant en outre un mésentère intestinal ventral, allant de la partie sous-stomacale du septum post-tentaculaire jusqu'à l'extrémité postérieure de la larve.

La métamorphose de l'Actinotroque consiste essentiellement en l'évagination du «métasome» qui entraîne le tube digestif en son intérieur, tout en lui imprimant une courbure dorsale, ce phénomène s'accompagnant de la perte de toute la paroi de la région prétentaculaire, y compris les tentacules larvaires, ainsi que de la contraction à outrance, suivie d'une invagination partielle, de la paroi du tronc larvaire, qui reprend peu à peu les faibles proportions d'une simple papille anale. La chute de la paroi de la région prétentaculaire entraîne la disparition de tout l'espace qui séparait le cercle tentaculaire de l'entrée de l'œsophage, et la disparition de cet espace marche de pair avec le rapprochement du cercle tentaculaire définitif et de l'entrée de l'œsophage, la soudure de l'un avec l'autre s'effectuant immédiatement après la disparition de la région interposée, qui est avalée. Ainsi, les tentacules définitifs en arrivent à entourer immédiatement la bouche.

L'œsophage larvaire se retrouve, sans modification aucune, dans l'œsophage de l'animal métamorphosé; l'allongement qu'il subit est d'abord insignifiant.

Le préestomac est une portion du tube digestif interposée, chez l'adulte, entre l'œsophage et l'estomac, portion non développée chez la larve, bien qu'elle apparaisse aussitôt après la métamorphose et soit appelée à prendre ultérieurement une très grande longueur.

Les anciens auteurs n'ont pas distingué, chez l'adulte, dans la portion de la branche descendante du tube digestif allant de la bouche à l'estomac, deux régions distinctes, et ils ont généralement appliqué à cet ensemble le nom d'œsophage, tout en supposant que cet «œsophage» résultait d'un allongement considérable de l'œsophage larvaire. Cette erreur était d'autant plus facile à commettre, que l'on retrouve, chez l'animal nouvellement métamorphosé, les diverticules vacuolisés caractérisant l'extrémité antérieure de l'estomac larvaire, dans la même situation. Moi-même, j'ai cru (03, p. 43) que le préestomac de l'adulte était fourni par l'œsophage larvaire, à un moment, il est vrai, où je n'avais pas encore reconnu que toute la paroi «collaire» disparaissait avec les tentacules, et où je supposais que l'œsophage de l'adulte résulterait d'une invagination de cette paroi collaire; hypothèse absolument controuvée par les faits, puisque, en réalité, la paroi de la région prétentaculaire disparaît entièrement, et que l'œsophage larvaire se retrouve tel quel dans l'œsophage de l'adulte (03, p. 50).

Cori (90), qui a d'ailleurs introduit le terme de préestomac pour désigner la portion du tube digestif réunissant l'œsophage à l'estomac, a déjà considéré comme établie l'origine de cette portion aux dépens de l'endoderme (p. 520), bien que, à ma connaissance, il n'existât pas à ce moment d'observations en faveur de cette origine; au contraire, les observations publiées antérieurement au mémoire de Cori (90) tendaient à faire croire à l'origine aux dépens de l'œsophage larvaire de toute la portion du tube digestif de l'adulte allant de la bouche à l'estomac.

D'autre part, Schultz (03[1]), se basant sur les faits de la régénération, s'est également prononcé pour l'origine endodermique du préestomac, tout en faisant valoir les raisons militant en faveur de cette origine (p. 396).

En fait, ainsi que je l'ai reconnu (03, p. 50) et ensuite confirmé (04, p. 80), le préestomac de l'adulte résulte de l'allongement énorme de la portion antérieure de l'estomac larvaire, de sorte que le préestomac est bien endodermique comme le voulaient Cori et Schultz. Le nom de préestomac est, dans ces conditions, extrêmement bien choisi, et la distinction entre l'œsophage et le préestomac se justifie en tous points. On ne saurait donc admettre que [comme le font Delage & Hérouard (97, p. 158)] toute la portion du canal alimentaire allant de la bouche à l'estomac reçoive, à l'exemple des anciens auteurs, le nom d'œsophage; on ne saurait davantage admettre la terminologie de McIntosh (88), désignant l'œsophage sous le nom de pharynx et le préestomac sous celui d'œsophage. La seule terminologie correcte, répondant à la fois aux faits ontogénétiques et aux dispositions réalisées chez l'adulte, est celle de Cori (90), appliquant aux trois portions de la branche descendante du tube digestif les noms d'œsophage, préestomac et estomac.

Le préestomac constitue, chez l'animal complètement développé, de beaucoup la plus longue portion de la branche descendante du tube digestif, attendu qu'il traverse toute la région moyenne ou région musculaire du tronc. Son calibre est plus considérable que celui de l'œsophage; mais sa paroi est beaucoup plus mince, faiblement ciliée et à musculature absolument rudimentaire. La ligne médiane postérieure (médio-dorsale) du préestomac est occupée par une gouttière ciliée, plus ou moins nette suivant les espèces, correspondant à la situation du vaisseau afférent.

Le rôle du préestomac est uniquement d'amener les aliments jusqu'à l'estomac, fonction effectuée par les cils vibratiles qui garnissent sa paroi.

L'estomac de l'adulte répond exactement à l'estomac larvaire, moins la partie antérieure de ce dernier, considérablement allongée pour fournir le préestomac. L'estomac correspond à la portion inférieure de la branche descendante du tube digestif et présente, tout comme l'estomac de l'Actinotroque, une portion antérieure, à proprement parler digestive, et une portion postérieure, caractérisée par une très forte ciliation. La paroi stomacale est constituée, dans toute son étendue, par un épithélium simple, dont les caractères varient notablement d'une région de l'organe à l'autre. Ce qui est tout à fait caractéristique des *Phoronis*, c'est le mode spécial de leur digestion, qui est intraépithéliale, et s'effectue dans des bourrelets saillants dans la cavité stomacale, que présente la paroi de l'organe sur ses faces latéro-ventrales, le bourrelet digestif gauche correspondant au vaisseau latéral (efférent) et le bourrelet de droite à une lacune sanguine du sinus péristomacal, symétrique du vaisseau latéral.

La branche ascendante du tube digestif est constituée par l'«intestin», directement produit par l'allongement de l'intestin larvaire. On a vu que ce dernier est d'origine endodermique, de sorte que le nom d'intestin (Dünndarm, Cori) est justifié pour cette partie de l'anse digestive.

L'intestin est renflé dans sa partie inférieure, logée dans l'ampoule terminale du tronc. Ce renflement correspond probablement à la dilatation existant déjà à l'intestin de l'Actinotroque. Benham (89) a réservé à cette portion inférieure, renflée, de la branche ascendante du tube digestif, le nom d'intestin, appliquant celui de rectum à tout le reste de cette branche, ce qui est inadmissible, en présence de l'origine endodermique de cette partie du canal alimentaire.

L'intestin ne paraît jouer aucun rôle dans la digestion et avoir pour seule fonction l'élimination des résidus alimentaires.

L'existence d'un rectum ectodermique est très douteuse. Cori (90, p. 520) l'a considérée comme établie, bien qu'il n'y eût, à ce moment, pas d'observations en faveur de cette hypothèse. Maintenant, comme on l'a déjà vu à propos du tube digestif larvaire, c'est l'absence d'un proctodéum qui est à peu près certaine et, par conséquent, la non formation d'un rectum ectodermique pendant le développement embryonnaire et le développement postembryonnaire. Pourtant, à la suite de la métamorphose, non seulement la paroi du tronc larvaire se contracte fortement, mais elle est en grande partie tirée par le tube digestif dans

le métasome évaginé, de sorte que l'anus larvaire débouche alors au fond d'une poche ectodermique, formée par l'invagination de la paroi du tronc larvaire. Le sort exact de cette invagination est mal éclairci, et il n'est pas démontré qu'elle ne donne pas naissance à un court rectum, auquel cas l'anus larvaire se retrouverait à la limite entre l'intestin et le rectum de l'adulte, et l'anus définitif serait une formation nouvelle. Cependant, d'après Cori (90 lui-même, le rectum ne représente que la toute petite portion du tube digestif située dans l'intérieur de la papille anale, et les caractères histologiques de ce rectum sont identiques à ceux de la paroi de cette papille. Quant à moi, je ne reconnais rien de plus qu'une dépression, peu profonde d'ailleurs, du sommet de la papille anale, au fond de laquelle débouche l'anus. Si, comme il y a tout lieu de le croire, cette dépression apicale de la papille anale représente toute la portion invaginée de la paroi du tronc larvaire, l'anus définitif n'est autre que l'anus larvaire persistant, et il n'existe pas de rectum chez l'adulte, pas plus que chez la larve. La formation d'un rectum postérieurement à la métamorphose paraît donc très peu probable, bien que les observations soient encore insuffisantes à ce sujet.

En définitive, le tube digestif des *Phoronis* se compose de quatre parties bien distinctes: un court œsophage, ectodermique, le préestomac, l'estomac et l'intestin, endodermiques. L'œsophage, le préestomac et l'estomac constituent la branche descendante de l'anse digestive; quant à l'intestin, il s'étend vraisemblablement jusqu'à l'anus, en l'absence totale de rectum ectodermique, et constitue à lui seul la branche ascendante de l'anse.

La caractéristique du tube digestif des *Phoronis*, c'est évidemment sa courbure en anse droite, c'est-à-dire non tordue sur elle-même, lui donnant la forme d'un U très allongé. Quelle que soit l'orientation que l'on adopte pour l'animal, et que l'on considère l'extrémité aborale comme ventrale ou comme postérieure, la courbure de l'anse digestive est dorsale, la concavité de la courbure répondant à la face dorsale du tube digestif. Si l'on admet que le «tronc» des *Phoronis* a la valeur morphologique d'un tronc, et qu'on y aperçoive l'homologue du tronc de formes segmentées, la bouche de l'animal sera antéro-ventrale, et l'anus sera antéro-dorsal. Si l'on aperçoit, au contraire, dans le «tronc» des *Phoronis* l'homologue d'un pédoncule ventral, la bouche sera antérieure et l'anus postérieur, la courte ligne bucco-anale représentant toute la ligne médio-dorsale de l'animal.

L'anse digestive est située dans le plan médian du corps et est maintenue dans cette position par les mésentères, dont le principal, médian lui-même, rattache la convexité de l'anse, autrement dit la face ventrale du tube digestif, à la paroi du corps. Ce mésentère existait déjà chez l'Actinotroque, s'étendant sous le tube digestif dans toute la longueur de la région du tronc, et il est tout indiqué de lui appliquer, chez la larve, le nom de mésentère ventral. Chez l'adulte, si l'on tient simplement compte du fait que ce mésentère s'attache à la face ventrale du tube digestif, on peut lui laisser ce nom de mésentère ventral, ainsi que l'a fait Caldwell (82); mais cet auteur considérait tout le «tronc» des *Phoronis* comme ventral, de sorte qu'il n'y avait aucune objection à faire à l'emploi de ce terme. Par contre, si l'on admet que l'extrémité ampullaire du corps est morphologiquement postérieure, et non

pas ventrale, la face anale du tronc, que suit en son milieu la portion de mésentère fixant l'intestin, sera dorsale, de sorte que ce mésentère, ventral de par son insertion intestinale, serait dorsal de par son insertion pariétale. C'est ce que Lang (88[1]) a exprimé en disant: «Der Darm ist von vorn bis hinten durch ein ventrales Mesenterium an der Leibeswand befestigt, das an dem nach vorn zum After aufsteigenden Darmschenkel zu einem dorsalen Mesenterium wird» (p. 213). Le mieux est encore de qualifier ce mésentère de portion ascendante du mésentère principal.

La courbure en anse du tube digestif est amenée, en fait, par cette circonstance que le métasome, lorsqu'il s'évagine, entraîne le tube digestif larvaire en son intérieur en le pliant en deux, l'anus comme la bouche restant en dehors. Ce processus s'accompagne d'un allongement très considérable de la portion antérieure de l'estomac larvaire, fournissant le préestomac de l'adulte, et de l'intestin larvaire, qui se retrouve dans l'intestin de l'adulte. Cet allongement va s'accentuant au cours de la croissance consécutive à la métamorphose, et aboutit à la formation d'un préestomac extrêmement long, n'ayant pas d'autre fonction que d'amener à l'estomac les aliments avalés par l'œsophage, et d'un intestin dont la longueur est égale à celle de l'animal lui-même, la fonction de cet intestin consistant uniquement en l'évacuation des résidus alimentaires.

Si le «métasome» se développait à l'état évaginé, il est clair que le tube digestif pénètrerait en son intérieur en décrivant une anse, qui irait s'allongeant en même temps que le métasome lui-même. D'autre part, si le «tronc» des *Phoronis* n'a pas la valeur morphologique d'un tronc, mais celle d'un pédoncule ventral, il faudrait en conclure que les *Phoronis* dérivent d'une forme ancestrale à tube digestif droit et pédoncule ventral, dans l'intérieur duquel le tube digestif ne se serait pas étendu. Ce ne serait qu'aux stades ultérieurs de la phylogénèse que ce pédoncule aurait acquis un développement disproportionné, et que le tube digestif, s'incurvant, se serait engagé dans l'intérieur du pédoncule. Mais, comme je l'ai exposé à propos de la question de l'orientation de l'animal, il me semble plus rationnel de voir dans le «tronc» des *Phoronis* un tronc véritable, plutôt qu'un pédoncule ventral.

9. Appareil circulatoire.

En 1888, Lang (88[1], p. 249) constatait que «kein Organsystem bietet bei den Würmern eine so große Variabilität wie das Blutgefäßsystem». Et il concluait: «so ergibt sich daraus der geringe morphologische Wert dieses Organsystems». Cette conclusion me paraît absolument justifiée, aujourd'hui encore; et j'estime qu'il est extrêmement difficile d'établir les homologies de l'appareil circulatoire des *Phoronis*, dont il importe pourtant de tracer ici les traits essentiels.

Le diaphragme établit, dans l'appareil circulatoire, une subdivision bien nette en deux

portions, différant tant par leur origine que par leurs rapports définitifs et leur fonction. La portion située dans le tronc est entièrement liée à la branche descendante du tube digestif, et n'a aucun rapport avec la paroi du corps; l'ontogenèse démontre qu'elle résulte de l'individualisation de certaines parties de l'espace lacunaire, ailleurs virtuel, séparant la face profonde de l'épithélium digestif de celle de la splanchnopleure. La portion lophophorale de l'appareil circulatoire, au contraire, résulte directement de la réduction de l'hæmocèle préseptal larvaire, qui dérive lui-même du blastocèle embryonnaire; et cette réduction est amenée par le développement que prend, au moment de la métamorphose seulement, la cavité secondaire du corps dans la région lophophorale. La portion sus-diaphragmatique de l'appareil circulatoire comprend, outre le vaisseau lophophoral, les vaisseaux tentaculaires, espaces sous-somatopleuraux, en contact avec la face profonde de l'épiderme formant la paroi des tentacules.

Dans le tronc, le système vasculaire est représenté par deux vaisseaux longitudinaux, accompagnant la branche descendante du tube digestif, l'un suivant sa ligne médio-dorsale, l'autre suivant sa face latérale gauche. Le premier est afférent au lophophore, c'est-à-dire que le sang y circule d'avant en arrière, ou de bas en haut; le second est efférent. A leur partie inférieure, les deux vaisseaux longitudinaux se perdent dans le sinus péristomacal, par l'intermédiaire duquel ils communiquent. Le vaisseau latéral porte de nombreux capillaires en cœcum, proéminant dans la cavité du corps; mais il n'existe aucune anastomose entre les deux vaisseaux longitudinaux.

Le vaisseau afférent est médio-dorsal dès son origine; le sang y circulant d'arrière en avant, ce vaisseau est absolument comparable au vaisseau dorsal des Annélides. Quant au vaisseau efférent, il est, dès son origine, latéro-dorsal. J'ai fait valoir, à propos de la dissymétrie du tronc, les raisons qui me disposent à admettre, contrairement à l'opinion générale que le vaisseau latéral serait d'origine médio-ventrale, l'idée que les *Phoronis* auraient eu primitivement deux vaisseaux latéraux symétriques, l'un droit et l'autre gauche, le droit s'étant atrophié jusqu'à disparaître complètement dans toute la région moyenne du tronc. Je suis, en effet, porté à traduire le fait que, dans la région supérieure, le vaisseau latéral est bifurqué en deux branches parfaitement symétriques, en disant qu'il existe à ce niveau deux vaisseaux latéraux symétriques. La présence simultanée d'un vaisseau médio-dorsal et de deux vaisseaux latéraux n'est d'ailleurs pas sans exemple parmi les «Vers», attendu qu'elle s'observe chez bon nombre de Némertiens, mais c'est là un rapprochement dont je ne prétends, bien entendu, tirer aucune conclusion.

La portion sus-diaphragmatique du système vasculaire comprend tout d'abord le vaisseau lophophoral, nullement circulaire, comme on l'a généralement décrit jusqu'à présent. Le vaisseau lophophoral a la forme d'un fer à cheval à branches reportées en dedans et fortement rapprochées l'une de l'autre par leur extrémité, mais ne se rejoignant pourtant pas. Du point d'incurvation des deux branches du fer à cheval part un diverticule vasculaire fournissant aux tentacules des deux cornes du lophophore, et constituant la cavité sanguine la

plus vaste de l'appareil. Il n'en est pas moins vrai que ce ne serait que dans un sens descriptif que l'on pourrait donner à ces diverticules vasculaires des cornes lophophorales le nom de «cœurs», ainsi que le fait B. Haller (02, p. 229), cette dénomination ne se justifiant absolument pas au point de vue morphologique.

Le vaisseau lophophoral est complètement subdivisé en deux espaces juxtaposés, l'un, supéro-interne, en communication avec le vaisseau afférent, l'autre, inféro-externe, en rapport avec le vaisseau efférent. Les capillaires tentaculaires sont insérés sur le vaisseau lophophoral suivant la cloison même qui le sépare en deux espaces, et cette cloison se prolonge sur une petite distance dans l'intérieur des capillaires tentaculaires, de sorte que ceux-ci communiquent aussi bien avec l'espace afférent qu'avec l'espace efférent du vaisseau lophophoral, établissant une communication indirecte entre ces deux espaces.

La mise en rapport du vaisseau lophophoral avec les deux vaisseaux longitudinaux du tronc se fait de la manière suivante: le vaisseau afférent, médian, traverse le diaphragme, puis se bifurque à angles droits en deux branches qui se jettent dans l'arc afférent du vaisseau lophophoral vers la base des diverticules vasculaires. Le vaisseau afférent affecte ainsi, dans son ensemble, la forme d'un T, et c'est la branche horizontale de ce T qui a généralement, notamment par Cori (90), été prise pour l'arc postérieur du vaisseau lophophoral, indûment considéré comme annulaire, les branches postérieures vraies du vaisseau lophophoral, fournissant aux tentacules post-buccaux, ayant échappé à l'observation. Quant au vaisseau efférent, il prend son origine par deux branches symétriques, émergeant de l'arc efférent du vaisseau lophophoral près de l'endroit où son arc afférent reçoit le vaisseau afférent. La branche de gauche continue en ligne droite suivant toute la longueur du tronc, tandis que la branche de droite passe en avant de l'œsophage et se réunit à la branche de gauche, le vaisseau latéral affectant ainsi la forme d'un Y asymétrique.

L'origine de l'appareil circulatoire aux dépens du blastocèle est extrêmement nette chez les *Phoronis*, tant pour la portion sous-diaphragmatique de cet appareil, consistant en espaces sous-splanchnopleuraux, que pour sa partie sus-diaphragmatique, consistant en les restes de l'hæmocèle préseptal larvaire, refoulé par le développement de la cavité cœlomique lophophorale.

La paroi des vaisseaux est formée par le péritoine soulevé, un endothélium vasculaire, très probablement discontinu, se constituant secondairement, sans que l'origine exacte de cet endothélium soit établie, bien qu'elle se trouve vraisemblablement dans les éléments du mésenchyme primaire.

Le sang des *Phoronis* charrie des érythrocytes, particularité sans doute exceptionnelle chez les Invertébrés, mais se rencontrant pourtant parmi les groupes les plus divers.

En somme, l'appareil circulatoire des *Phoronis* est très spécial, et ne peut fournir que les éléments de comparaisons très générales, sans grande valeur pour la discussion des affinités de ces animaux.

10. Cavité du corps.

Il est indispensable, pour comprendre la signification morphologique de la cavité du corps de l'adulte, de se rappeler d'abord quelles sont les dispositions réalisées, sous ce rapport, chez la forme larvaire.

La question des cavités du corps de l'Actinotroque, après avoir fait l'objet de nombreuses controverses, peut actuellement passer pour résolue. Tandis que les anciens auteurs ne reconnaissaient aucune subdivision à la cavité du corps de cette larve, et ne se posaient d'ailleurs pas encore la question de savoir quelle est sa nature, ROULE (00[2]) a, plus nouvellement, également considéré cette cavité comme indivise, tout en lui attribuant les caractères d'un cœlome. Antérieurement, pourtant, CALDWELL (82) avait déjà fait connaître l'existence d'un septum oblique, suivant, en arrière, l'insertion des tentacules et subdivisant complètement la cavité du corps en deux portions distinctes. Mais CALDWELL n'a, toutefois, pas relevé de différence dans la nature des cavités préseptale et post-septale, considérées l'une et l'autre comme cœlomiques. D'autre part, MASTERMAN (97), tout en reconnaissant le septum de CALDWELL, a décrit la cavité préseptale comme entièrement subdivisée, par un autre septum également complet, en une cavité préorale et une cavité «collaire». Il y aurait, d'après MASTERMAN, cinq cavités cœlomiques distinctes chez l'Actinotroque, la cavité préorale, ou procèle, impaire, deux cavités collaires, mésocèles pairs, et deux cavités du tronc, métacèles pairs.

Les recherches d'IKEDA (01), confirmées par DE SELYS (02, 04), GOODRICH (03), SCHULTZ (03[2]), COWLES (04[1]) et SCHEPOTIEFF (06), ont établi, d'une manière péremptoire, que l'Actinotroque est essentiellement caractérisée par la subdivision de sa cavité du corps en deux parties bien distinctes, qui sont: d'une part la cavité de la région prétentaculaire, et d'autre part la cavité de la région du tronc, logeant le «métasome». Ces deux cavités sont entièrement séparées l'une de l'autre par l'intermédiaire du septum post-tentaculaire. La cavité préseptale ou cavité du prosome est hæmocélique; la cavité post-septale, ou cavité du métasome, est au contraire cœlomique. Indépendamment de la grande cavité hæmocélique préseptale, il se développe, tard dans la vie larvaire, une cavité cœlomique suivant la base des tentacules définitifs. Cette cavité, découverte par IKEDA (01), représente l'ébauche de la cavité lophophorale de l'adulte. Tout comme l'ébauche du cercle tentaculaire définitif, elle est interrompue dorsalement et constitue donc un fer à cheval à concavité dorsale.

En ce qui concerne l'origine des cavités cœlomiques de l'Actinotroque, cette question est encore débattue (voir p. 131), mais je pense, quant à moi, que la cavité métasomique résulte de la «cœlomisation» du blastocèle dans la région post-tentaculaire, cette cavité constituant, selon moi, pendant la majeure partie du développement post-embryonnaire, un sac largement ouvert en avant dans l'hæmocèle prétentaculaire, dont il ne se sépare complètement qu'ultérieurement, par suite de l'achèvement du septum post-tentaculaire. Il est clair

que ce mode de développement de la cavité cœlomique post-septale doit être très cénogénétique, et influencé par le fait, assurément non primitif, que le «métasome» se développe à l'état d'invagination, ce qui a pour conséquence la formation, dans l'intérieur de la larve, d'une cavité cœlomique qui, n'était cette invagination, se développerait en dehors d'elle, dans le métasome. Quant au cœlome lophophoral, l'accord n'est pas fait non plus sur son origine: pour les uns, Schultz (03[2]) et Shearer (06), il représente une partie séparée de la cavité cœlomique post-septale; pour les autres, Ikeda (01), Goodrich (03), de Selys (04) et Cowles (04[1]), il prend au contraire son origine à la façon d'un schizocèle, dans des accumulations primitivement pleines de cellules du mésenchyme primaire.

Chez *A. branchiata*, la cavité lophophorale naît très probablement aux dépens d'une ébauche bilatérale, secondairement fusionnée médio-ventralement, tout comme l'ébauche du cercle tentaculaire définitif elle-même, et l'on peut admettre que cette bilatéralité du cœlome lophophoral est primitive. La cavité cœlomique métasomique, au contraire, apparaît comme un sac impair, chevauchant sur le tube digestif, et l'entourant complètement, d'où formation d'un mésentère sous-intestinal ou ventral.

Lors de la métamorphose, la cavité du tronc larvaire se déverse, si l'on peut ainsi s'exprimer, dans le métasome évaginé, et le tronc de l'adulte renferme dès lors sa cavité propre. L'hæmocèle préseptal se réduit aux espaces sanguins du lophophore, tandis que la cavité cœlomique lophophorale acquiert de plus en plus d'importance, au fur et à mesure qu'elle refoule l'hæmocèle adjacent.

L'animal adulte ne possède, de la sorte, que deux cavités cœlomiques bien distinctes, la cavité du tronc, sous-diaphragmatique, et la cavité lophophorale, sus-diaphragmatique, en communication ouverte avec les cavités des tentacules et de l'épistome. La cavité du tronc est un gonocèle, les produits sexuels y tombant pour être ensuite éliminés par l'intermédiaire des néphridies, qui assurent la communication ouverte de cette cavité avec l'extérieur. La cavité lophophorale est un cœlome beaucoup moins typique, renfermant en abondance des structures mésenchymatiques, et sans communication, à ce qu'il semble, avec l'extérieur. L'existence d'une paire de «pores collaires» a pourtant été soutenue par Masterman (96[1]) et admise par C. Schneider (02), mais je crois pouvoir la considérer comme non avenue, tant que des figures démonstratives n'en auront pas été publiées. La raison d'être de la cavité secondaire du lophophore me paraît être l'endiguement de l'hæmocèle en un système sanguin rétropéritonéal.

Le diaphragme séparant la cavité lophophorale de la cavité du tronc semble bien constituer un cloison complète, aucun orifice de communication entre les cavités qu'il sépare n'ayant été reconnu.

L'origine de la cavité de l'épistome est insuffisamment élucidée, tout comme celle de l'épistome lui-même d'ailleurs. Toutefois, le fait qu'elle est en communication ouverte avec la cavité lophophorale doit faire admettre qu'elle ne constitue qu'un diverticule de cette cavité, se produisant en même temps que le repli épidermique représentant l'épistome.

J'ai déjà, à propos de la question de la segmentation du corps, fait allusion à ce que MASTERMAN (96[1]), à un moment donné, a cru à l'existence d'une cavité distincte dans l'épistome, les *Phoronis* étant considérées comme possédant trois cavités cœlomiques; mais MASTERMAN (97) a ultérieurement admis que l'adulte a perdu le premier segment, ce qui veut dire qu'il a reconnu l'unité morphologique de toute la région sus-diaphragmatique et par conséquent de sa cavité. J'ai également relevé que C. SCHNEIDER (02), en admettant la «trimérie» des *Phoronis*, a appliqué à leurs cavités du corps les noms de procèle, mésocèle et cœlome. Sans vouloir entrer dans la critique de cette terminologie, je me bornerai à maintenir que le «procèle» (cavité de l'épistome) et le «mésocèle» (restant de la cavité sus-diaphragmatique) ne sont que des parties incomplètement séparées d'une seule et même cavité, la cavité lophophorale.

11. Diaphragme et mésentères.

Le diaphragme de l'adulte correspond au septum larvaire et dérive directement de lui. Tandis que, chez l'Actinotroque, le septum post-tentaculaire séparait le prosome du métasome [en entendant ce dernier mot dans son sens le plus rationnel, comme signifiant le tronc larvaire renfermant l'ébauche du tronc de l'adulte], chez la *Phoronis*, le diaphragme sépare le lophophore, développé aux dépens du prosome, du tronc, développé aux dépens du métasome. Le diaphragme constitue donc une structure d'importance essentielle.

La plupart des auteurs ont simplement appliqué, à cette cloison séparant le lophophore du tronc, les noms de septum ou de diaphragme, n'impliquant aucune homologie. Mais C. SCHNEIDER (02) dans sa fig. 192, p. 139, désigne le diaphragme sous le nom de «Disseppiment». L'emploi de ce terme ne me paraît pas justifié, attendu que, chez les Annélides, il désigne les cloisons intersegmentaires, et que, l'appliquer aux *Phoronis*, c'est préjuger de la segmentation de ces animaux. Si l'homologie du diaphragme des *Phoronis* avec un dissépiment des Annélides était admise, il serait évidemment extrêmement intéressant de rechercher à quel dissépiment correspond ce diaphragme, attendu que la portion sus-diaphragmatique, tout aussi bien que la portion sous-diaphragmatique du corps, peut représenter plusieurs segments secondairement confondus, et que des segments peuvent avoir été perdus, à l'extrémité antérieure tout comme à la postérieure. Il y a là un terrain fertile pour les spéculations.

Je me suis déjà rallié, dans la partie descriptive, à la manière de CALDWELL (82) de comprendre les mésentères, c'est-à-dire que j'estime, avec cet auteur, qu'il y a lieu de distinguer, d'une part, un mésentère médian, rattachant la convexité de l'anse digestive à la paroi du corps et, d'autre part, deux mésentères latéraux, rattachant la branche descendante de l'anse digestive à la paroi du corps; une soudure secondaire est intervenue entre le mésentère latéral gauche et la branche ascendante du tube digestif, à la suite de laquelle ce mésentère est partagé en une portion rattachant l'une à l'autre les deux branches du tube digestif,

et une portion rattachant l'intestin à la paroi du corps. Il n'y a pas de mésentère dorsal; la ligne médio-dorsale du tube digestif est occupée, dès avant la métamorphose, par le vaisseau médian (afférent).

Le mésentère rattachant le tube digestif à la paroi du corps dans le plan médian a été qualifié de mésentère ventral par CALDWELL (82), et il a incontestablement cette valeur par rapport au tube digestif; il répond à l'unique mésentère qui se développe chez la larve. Si l'on admet, avec CALDWELL, que le tronc tout entier de l'adulte appartient à la face ventrale, le terme de mésentère ventral sera justifié sous tous les rapports. Mais si l'on admet, au contraire, que l'anus est antérieur, et que l'extrémité aborale, ampullaire, représente morphologiquement l'extrémité postérieure, on se heurte à quelques difficultés (voir p. 226).

Par leur insertion pariétale, le mésentère médian et les mésentères latéraux partagent la musculature longitudinale en quatre secteurs, dont deux dans chaque moitié du corps. Chacun de ces secteurs comprend un certain nombre, à peu près fixe chez une même espèce, de faisceaux musculaires longitudinaux distincts.

Une subdivision semblable de la musculature longitudinale en quatre secteurs s'observe chez les Annélides, les Nématodes et les Chætognathes. Personne n'ayant encore rapproché les *Phoronis* de ces deux derniers groupes [à l'exception de C. SCHNEIDER (02), pour lequel les *Phoronis* et les Chætognathes sont les uns et les autres des «Trimeria»], je crois pouvoir les laisser de côté, pour ne comparer, au point de vue de cette subdivision de la musculature longitudinale, que les Annélides et les *Phoronis*.

M'en tenant aux Archiannélides, je ferai remarquer que, chez *Protodrilus*, la séparation des deux secteurs musculaires d'une même moitié du corps est effectuée par un septum s'insérant d'une part suivant la ligne latérale et d'autre part suivant la ligne médio-ventrale [HATSCHEK (91), fig. 385A, p. 413], subdivisant chacune des moitiés de la cavité du corps en une chambre principale et une chambre latéro-ventrale. Chez *Polygordius*, l'homologue de ce septum se trouve sans aucun doute dans les muscles transverses. Ces muscles sont d'ailleurs représentés chez la plupart, sinon chez tous les Annélides, avec des modifications diverses [LANG (88[1]), fig. 159, p. 237]. Peut-être pourrait-on établir un rapprochement entre ces formations musculaires ou membraneuses des Annélides et les mésentères latéraux des *Phoronis*, auquel cas l'insertion pariétale de ces mésentères correspondrait à la ligne latérale des Annélides; mais les mésentères latéraux des *Phoronis* s'insèrent d'autre part à la branche descendante du tube digestif, tandis que les membranes ou muscles transverses des Annélides se rattachent à la paroi du corps, suivant la ligne médio-ventrale, différence qui pourrait être le résultat d'un déplacement secondaire. Sans vouloir entrer dans la discussion de cette hypothèse, je me bornerai à constater que les mésentères latéraux des *Phoronis* ont avec les néphridies des rapports analogues à ceux qui sont réalisés, chez les Annélides, entre les muscles transverses et les organes segmentaires [fig. 159 de LANG (88[1])].

Les mésentères latéraux des *Phoronis* ont fait l'objet d'une autre comparaison, suggérée par CALDWELL (82, fig. B, p. 383), et que BLOCHMANN (92, p. 48) s'est montré disposé à accepter,

savoir leur comparaison avec les ligaments gastro-pariétaux ou plutôt les ligaments iléo-pariétaux des Brachiopodes. Ces ligaments, de même que les mésentères latéraux des *Phoronis*, rattachent le tube digestif à la paroi du corps, tout en suspendant les néphridies. Y a-t-il là une homologie réelle, et cette homologie est-elle directe ou bien établie par l'intermédiaire des muscles transverses des Annélides? Autant de questions dont la réponse dépendra des idées que l'on se fait au sujet des affinités des *Phoronis*.

Les mésentères latéraux des *Phoronis* sont susceptibles d'une autre interprétation encore. Dans l'hypothèse de WILSON (81), expliquant la courbure du tube digestif en admettant que la forme ancestrale aurait vécu avec le tronc replié sur lui-même, une soudure intervenant ensuite entre les parties juxtaposées du corps, on peut supposer que cette soudure aurait donné naissance à une cloison, séparant la moitié antérieure de la moitié postérieure du corps. Cette cloison pourrait s'être réduite à une lame mésentérique qui, secondairement, se serait mise en rapport avec la branche descendante du tube digestif, se partageant ensuite en les deux mésentères latéraux.

De ces trois tentatives d'explication des mésentères latéraux des *Phoronis*, il va sans dire que je préfère celle que j'ai donnée en premier lieu, c'est-à-dire le rapprochement entre ces mésentères et les muscles transverses des Annélides, et particulièrement les septa transverses remplaçant ces muscles chez *Protodrilus*. Si je ne la préférais pas, je ne l'aurais pas formulée. Mais, pour que cette explication soit admissible, il faut préalablement accepter l'homologie au moins partielle entre le tronc des *Phoronis* et le tronc des Annélides, c'est-à-dire voir dans l'extrémité aborale des *Phoronis* leur extrémité postérieure morphologique. Si le tronc des *Phoronis* est au contraire l'homologue d'un pédoncule ventral, le rapprochement entre leurs mésentères latéraux et les muscles transverses des Annélides est évidemment insoutenable.

12. Néphridies.

Il est établi que les néphridies de l'Actinotroque naissent aux dépens d'une invagination ectoblastique médiane, qui se forme après la fermeture de la portion postérieure du blastopore, immédiatement en dessous du point où se percera l'anus. Cette invagination ne tarde pas à se bifurquer en deux branches, qui représentent l'ébauche des néphridies, ou tout au moins de leur canal excréteur. Les canaux urinaires s'ouvrent à l'extérieur, au début, en un même point, sous l'anus, mais cet orifice externe se dédouble bientôt, et les deux pores urinaires ainsi formés s'écartent l'un de l'autre; en même temps l'anus, emporté par le développement de la papille anale, s'éloigne de plus en plus des pores urinaires. Les canaux urinaires se terminent dans la cavité primaire de la larve par une extrémité aveugle, garnie de cellules excrétrices spéciales, solénocytes, dont l'origine est assez mal établie, bien qu'elle paraisse se trouver, tout comme celle des canaux eux-mêmes, dans l'invagination ectoblastique déjà mentionnée.

L'épaississement épidermique représentant la première ébauche du métasome se différencie entre les deux pores urinaires, et le développement ultérieur de cette ébauche a pour conséquence de reporter davantage encore les pores urinaires vers les côtés. Une fois le métasome invaginé, les pores urinaires se retrouvent de part et d'autre de l'orifice métasomique.

Quand la cavité cœlomique du tronc se développe, elle laisse en dehors les néphridies, et ces organes, appliqués à la face antérieure du septum, continuent à baigner dans la cavité hæmocélique.

Les organes urinaires de l'Actinotroque sont absolument comparables, par leur structure et leurs rapports, au rein céphalique des Trochophores d'Annélides, rentrant dans la définition générale des protonéphridies. Chez la larve des *Phoronis*, tout comme chez celle des Annélides, c'est au «prosome» que les organes urinaires appartiennent.

Le sort réservé aux néphridies larvaires au cours de la métamorphose est mal éclairci. Toujours est-il que la plupart des auteurs admettent, à la suite de CALDWELL (82, p. 379), que les canaux excréteurs des néphridies de l'Actinotroque se retrouvent dans les canaux urinaires de l'adulte. Quand, à la suite de la métamorphose, l'hæmocèle préseptal se réduit aux faibles proportions du vaisseau lophophoral, les néphridies larvaires se trouvent emprisonnées entre les deux feuillets du diaphragme nouvellement constitué. Les canaux urinaires voient tomber les solénocytes qui garnissaient leur extrémité interne, et ces éléments passent dans le système circulatoire.

Une fois la métamorphose achevée, et les parois du tronc larvaire contractées au point de reprendre les proportions d'une simple papille anale, les canaux urinaires larvaires se trouvent occuper exactement la situation que présenteront les néphridies de l'adulte. Les pores urinaires qui, avant la métamorphose, se trouvaient de part et d'autre de l'orifice métasomique, sont reportés, après l'évagination du métasome, aux deux côtés de l'anus, c'est-à-dire, fait digne d'être noté, qu'ils redeviennent voisins de l'orifice anal, ce qui est, comme on l'a vu, leur situation primitive. Ces changements dépendent de ce que la papille anale larvaire, après s'être développée jusqu'à prendre les grandes proportions du tronc de l'Actinotroque — cela pour loger le métasome — se retrouve, après la métamorphose, sous les faibles proportions de la papille anale de l'adulte. Aussi est-il légitime d'admettre que, si le métasome se développait à l'état évaginé, la papille anale larvaire ne subissant pas d'accroissement sensible, les néphridies resteraient à tout moment de part et d'autre de l'anus.

Les néphridies larvaires, après la métamorphose, réduites aux seuls canaux excréteurs, n'ont plus aucun rapport avec la cavité primaire du corps, réduite aux espaces vasculaires, et, emprisonnées qu'elles sont entre les deux feuillets du diaphragme, elles n'en ont pas davantage avec la cavité secondaire du corps, qui, en ce moment, est entièrement close. En l'absence d'observations positives et décisives à ce sujet, et en se basant simplement sur les dispositions réalisées par les canaux urinaires larvaires après la métamorphose, d'une part, et sur les rapports des néphridies de l'adulte, d'autre part, il faut bien admettre que les canaux urinaires larvaires se retrouvent tels quels dans les canaux urinaires de l'adulte.

et qu'ils acquièrent secondairement, par perforation du feuillet inférieur du diaphragme, une ouverture cœlomique, ou un néphrostome. Sans doute, il serait très important de voir démontrer d'une façon absolue que les canaux urinaires ectoblastiques de la larve persistent comme canaux urinaires de l'adulte, et ce d'autant plus que, d'après SCHULTZ (03[1]), lors de la régénération de l'extrémité supérieure de l'adulte, les canaux urinaires se reconstituent aux dépens du mésoderme [à vrai dire, les observations de SCHULTZ ne me paraissent pas concluantes; le fussent-elles, qu'il resterait d'ailleurs à démontrer que la régénération est bien la répétition de l'ontogenèse, ce qui, on le sait, n'est pas toujours le cas]. Mais, jusqu'à ce que des observations concluantes aient été publiées sur la formation des néphridies de l'adulte, on peut considérer comme à peu près certain que les canaux urinaires larvaires, dont l'origine ectoblastique est établie, sont l'ébauche des canaux néphridiens de l'adulte; l'origine du néphrostome aux dépens du revêtement péritonéal de la cavité cœlomique du tronc ne paraît d'autre part pas douteuse.

Tandis que les néphridies larvaires se rattachaient au type des protonéphridies, et appartenaient au prosome, les néphridies de l'adulte ont pris les caractères de métanéphridies, et c'est la cavité du métasome qu'elles mettent en communication avec l'extérieur.

Les homologies des néphridies des *Phoronis* me paraissent assez difficiles à préciser étroitement, et la question de savoir si c'est des organes excréteurs des Annélides, des Siponculides, des Bryozoaires ectoproctes ou des Brachiopodes qu'elles se rapprochent le plus, pourrait faire l'objet d'une très longue discussion.

Les stades successifs du développement de la paire unique de néphridies des *Phoronis*, comparés aux différentes paires d'organes urinaires qui se développent chez *Polygordius*, font penser aux archinéphridies d'abord, puis à la première paire de protonéphridies (rein céphalique), enfin à la seconde paire de protonéphridies, telles que WOLTERECK[1]) les a fait connaître.

Les néphridies des *Phoronis* adultes rentrent parfaitement dans la définition des métanéphridies et rappellent absolument les organes segmentaires des Annélides. Ainsi que GOODRICH (03, p. 117) l'a fait remarquer, ces organes, se composant du canal néphridien larvaire auquel un cœlomostome s'est ajouté après la métamorphose, représentent des «nephromixia» comparables à ceux de certains Polychètes.

J'ai déjà montré en son lieu qu'on ne peut pas admettre l'interprétation de certains auteurs, qui expriment le fait que *Ph. australis* a deux entonnoirs à chaque néphridie, s'ouvrant, l'un dans la chambre anale et l'autre dans la chambre orale, en disant que cette espèce possède deux paires de néphridies. En réalité, toutes les espèces connues n'ont qu'une seule paire d'organes urinaires.

Le rôle des néphridies de l'adulte consiste essentiellement en l'élimination des produits de désassimilation flottant dans la cavité du corps, et en l'évacuation des produits sexuels, bien plus qu'en une excrétion proprement dite.

---

1) WOLTERECK, R. — Cité p. 203.

13. Organes sexuels.

Tandis que certaines espèces de *Phoronis* sont hermaphrodites, et développent simultanément les produits sexuels ♂ et ♀, d'autres espèces semblent dioïques, bien qu'il soit fort possible, sinon probable, qu'elles soient protérandriques la démonstration de cette protérandrie n'ayant pas été faite jusqu'à présent. Cette question n'a d'ailleurs qu'une importance très secondaire au point de vue morphologique, attendu que des espèces dont la parenté est incontestable peuvent être, les unes dioïques et les autres hermaphrodites. Inutile de citer des exemples.

Il doit être entendu que, lorsque j'opposerai les *Phoronis* dioïques aux *Phoronis* hermaphrodites, ce sera avec la réserve que cette dioïcité n'est peut-être qu'apparente, les espèces qualifiées de dioïques pouvant fort bien être protérandriques.

Chez toutes les espèces, les organes sexuels sont développés dans la région ampullaire du tronc, dans la chambre orale gauche de la cavité du corps, et ce sur les capillaires en cœcum s'irradiant du vaisseau latéral (efférent). Le revêtement péritonéal de ces capillaires est hypertrophié, ses cellules se chargeant de substances graisseuses au moins en partie destinées à la nutrition des éléments sexuels. Ceux-ci se différencient aux dépens de cellules d'origine également péritonéale, restées dans la profondeur de la couche formée par les cellules hypertrophiées dont il vient d'être question. Le tissu vaso-péritonéal, constitué par ces cellules hypertrophiées, et au sein duquel se développent les produits sexuels, constitue une masse lobulée considérable, le corps adipeux, dont le principal rôle consiste en l'accumulation de substances de réserve, certainement utilisées pendant la production des œufs et des spermatozoïdes, ce qui lui donne la valeur d'un tissu folliculaire alimentaire. Mais il est très probable que l'animal peut résorber lui-même et utiliser pour son propre compte les réserves du corps adipeux, cela principalement pendant la régénération, qui se fait très rapidement, et aux dépens de sa propre substance.

Tandis que les organes sexuels ne se développent que du côté gauche du corps, sur le vaisseau latéral, il existe presque toujours, du côté droit, un corps adipeux rudimentaire, développé sur des capillaires en cœcum qui s'irradient d'une lacune sanguine du sinus péristomacal, en un point symétrique du vaisseau latéral. J'ai déjà fait valoir ce fait en faveur de l'idée que le vaisseau latéral est, non pas d'origine médio-ventrale, c'est-à-dire impaire, mais d'origine paire, et que sa situation en dehors du plan médian est primitive, le vaisseau latéral droit s'étant à peu près complètement atrophié, à la suite de la réduction subie par toute la moitié droite du tronc. Dans cette hypothèse, le corps adipeux rudimentaire droit représenterait évidemment les organes sexuels du côté droit.

Chez les espèces dioïques (?), les individus fertiles ont presque tous les capillaires cœcaux de la région stomacale gauche chargés de produits sexuels en voie de développement,

œufs chez les uns, spermatozoïdes chez les autres. Chez les espèces hermaphrodites, au contraire, on trouve côte à côte, dans la chambre orale gauche, l'ovaire et le testicule, le premier développé analement, c'est-à-dire, suivant l'orientation que l'on adopte, en arrière ou dorsalement, par rapport au second. La moitié du corps adipeux située vers la face orale est testiculaire, tandis que la moitié située vers la face anale est ovarienne.

Il est clair que, si l'on admet que le vaisseau latéral est d'origine médio-ventrale, ce qui veut dire que sa situation primitive aurait été dans le mésentère médian [j'ai déjà relevé qu'il n'existe aucune donnée ontogénétique en faveur de cette hypothèse], il en résulterait que, chez les espèces hermaphrodites, le testicule appartiendrait morphologiquement à la moitié droite et l'ovaire à la moitié gauche du corps. Les organes sexuels seraient de la sorte originairement pairs et symétriques, ♂ d'un coté et ♀ de l'autre, hypothèse qui paraît assez invraisemblable. Si l'on admet, au contraire, que la situation du vaisseau latéral est primitive et que, ce qui est secondaire, c'est le manque d'un vaisseau latéral droit, on arrivera à la conclusion que les *Phoronis* hermaphrodites auraient, sans leur dissymétrie, de chaque côté du plan médian un ovaire et un testicule, l'organe ♂ étant situé oralement par rapport à l'organe ♀, autrement dit, suivant que l'on considère l'extrémité ampullaire du corps comme postérieure ou comme ventrale, ventralement ou antérieurement.

Les produits sexuels tombent dans la cavité du corps et sont évacués par l'intermédiaire des néphridies.

Si l'on se demande maintenant quelle est la valeur morphologique des organes sexuels des *Phoronis*, on trouve que ces organes sont essentiellement comparables à ceux des Archiannélides et des Polychètes, des Echiurides et Siponculides, des Bryozoaires ectoproctes et Brachiopodes. Partout, les organes sexuels résultent de différenciations de l'épithélium péritonéal, et leurs produits tombent dans la cavité du corps; le plus souvent ils sont éliminés par les néphridies, tout comme chez les *Phoronis*. J'ai déjà exprimé l'opinion que le fait que certaines espèces de *Phoronis* sont hermaphrodites, les autres étant dioïques ou protérandriques, n'a guère de signification. Quant à la situation qu'occupent les organes sexuels, il me semble difficile de lui attribuer une importance spéciale, quand on considère combien cette situation varie chez les différents Polychètes. Toujours est-il que parmi ceux-ci se rencontrent des espèces dont les organes sexuels se développent sur le vaisseau ventral, ce qui rappelle le cas des *Phoronis*, dont le vaisseau latéral est le lieu de formation de l'ovaire et du testicule. Il ne paraît certes pas que la situation des organes sexuels chez les Géphyriens ou les «Molluscoïdes» soit mieux comparable à ce qu'elle est chez les *Phoronis*, que ne l'est la situation réalisée par les organes sexuels de ces Polychètes. Mais, encore une fois, je pense que cette question n'a qu'une importance très relative au point de vue morphologique.

On sait que, chez certains Ectoproctes, le développement embryonnaire se passe à l'intérieur de la cavité du corps du géniteur, ce qui a fait croire à l'existence d'une autofécondation chez ces espèces. Chez les *Phoronis* hermaphrodites les œufs et les spermatozoïdes se développent simultanément. Mais les œufs ne mûrissent qu'après avoir été expulsés, de

sorte que le développement ne commence qu'au dehors. La possibilité d'une autofécondation est pourtant difficile à exclure chez ces hermaphrodites. Chez les espèces dioïques, les individus ♀ renferment presque toujours non seulement des œufs, mais aussi des spermatozoïdes, dont la provenance n'est pas expliquée. Ils viennent de l'extérieur ou bien ont été produits protérandriquement par l'animal lui-même. Chez *Ph. Mülleri* et *Ph. Sabatieri*, j'ai rencontré, très exceptionnellement il est vrai, des individus renfermant dans leur cavité du corps des embryons plus ou moins avancés. Ce phénomène, quoique probablement anormal, n'en est pas moins intéressant, attendu qu'il rappelle ce qui se passe chez certains Ectoproctes.

14. Développement embryonnaire.

La segmentation, totale, est caractérisée, dès après le stade 2, par le défaut de simultanéité des divisions sucessives, de telle sorte que l'on peut observer des stades à 3, 5, 6, 7 blastomères, avant d'arriver au stade 8, généralement assez net, et constitué par quatre micromères et quatre macromères, dont la différence de taille est peu considérable, quoique bien manifeste. L'irrégularité des divisions s'accentuant, il est très difficile de reconnaître les stades à 16, 32 . . . blastomères. L'embryon atteint ainsi le stade morula, les blastomères délimitant, dès ce moment, une cavité de segmentation, dont l'étendue relative est en raison inverse du volume de l'œuf. Les divisions ultérieures conduisent au stade blastula, représenté par un embryon cilié sphéroïdal, dont la paroi est constituée par une assise régulière de cellules un peu plus élevées et plus chargées de vitellus dans l'hémisphère inférieur que dans l'hémisphère supérieur.

La segmentation des *Phoronis* paraît être «indéterminée» [Conklin[1], p. 191], comparativement à ce qu'elle est notamment chez les Annélides et les Mollusques. Je dis paraît, car l'irrégularité des divisions successives, jointe au fait qu'aucun blastomère ne se différencie de ses voisins, du moins pas de façon appréciable, rend l'orientation des stades de segmentation et à plus forte raison l'étude de la filiation des cellules (cell-lineage) pratiquement impossibles. Il se peut donc que la segmentation soit, chez les *Phoronis*, déterminée en fait, mais indéterminable pour nous, au moins provisoirement. Rapprochement déjà établi par Conklin (02, p. 59), cette segmentation rappelle celle des Echinodermes, celle de certains Bryozoaires ectoproctes, et celle de *Terebratulina*, tout particulièrement cette dernière, me semble-t-il.

La gastrulation se fait par embolie, soit par invagination typique, soit par une modification légère de ce processus, consistant en ce que la blastula sphérique s'aplatit, après quoi le disque ainsi formé s'incurve tout entier. Conklin (02, p. 59) a fait avec raison remarquer que, la gastrulation par invagination étant un processus qui s'observe dans la plupart des grands groupes animaux, on ne peut y attribuer d'importance phylogénétique.

---

1) Conklin, E. G. — The Embryology of *Crepidula*. Journ. Morph. Boston Vol. 13 1897.

Le mode de fermeture du blastopore présente assurément plus d'intérêt. Cet orifice, d'abord fort large et circulaire, va se rétrécissant en même temps que l'archentéron s'approfondit. Le blastopore se ferme d'arrière en avant, par rapprochement, suivi de soudure, de ses bords latéraux. Tant que dure le processus de fermeture du blastopore, sa portion antérieure, restée ouverte, se continue en arrière en un sillon, qui s'efface au fur et à mesure que progresse la soudure. La portion antérieure du blastopore reste ouverte. Reportée dans la profondeur par la formation d'un stomodéum, elle persiste et se retrouve dans l'orifice de communication entre l'œsophage et l'estomac. Le sort du blastopore des *Phoronis* est exactement semblable à ce qu'il est dans le développement des Trochophores typiques.

L'origine du mésoblaste des *Phoronis* a fait l'objet de nombreuses controverses. Cette question étant inséparable de celle des cavités du corps, il convient de remarquer que, à la suite de la gastrulation, le blastocèle, quoique plus ou moins refoulé, et parfois réduit, dans certaines régions, à une fente entre les deux feuillets primordiaux, reste ouvert, et fournit la cavité primaire du corps [protocèle, Ziegler (98)] de l'embryon. Le mésoblaste embryonnaire prend son origine dans des cellules isolées qui se détachent du feuillet interne de la gastrula, autrement dit de l'endoblaste ou du mésendoblaste, avant même que la fermeture partielle du blastopore soit achevée, et tombent dans le blastocèle. Ces éléments mésoblastiques naissent de toute la surface de l'endoblaste, quoiqu'en particulièrement grand nombre de part et d'autre du blastopore. Il se peut qu'un certain nombre de cellules mésoblastiques naissent du sillon blastoporique, tandis que s'effectue sa fermeture.

Les cellules mésoblastiques, à peine individualisées, se portent à la face profonde de l'ectoderme, où elles s'organisent en un pseudo-épithélium donnant bientôt naissance à des fibres musculaires. D'autres éléments mésoblastiques élaborent des formations mésenchymatiques membrano-musculaires, traversant le blastocèle. Celui-ci constitue à lui seul la cavité du corps, indivise, de l'embryon.

Le tube digestif s'édifie aux dépens d'un stomodéum, qui refoule dans la profondeur le reste du blastopore et fournit l'œsophage ectodermique, et de l'entéron, qui se subdivise ultérieurement en deux portions très inégales: une plus grande, antérieure, l'estomac, une plus petite, postérieure, l'intestin. Il semble établi qu'il ne se forme pas de proctodéum. Quant à l'anus, il ne se perce qu'assez tard, un peu dorsalement.

Les néphridies se constituent aux dépens d'une ébauche qui s'individualise de très bonne heure, et dont le volume relatif est très considérable, aussitôt qu'est terminée la fermeture du sillon blastoporique. Il se produit, au pôle postérieur, en dessous du point où se percera l'anus, une invagination ectoblastique impaire, qui se bifurque ensuite en V, les deux branches de ce V n'étant autre chose que les canaux excréteurs des néphridies. La formation de la «fossette postérieure», ébauche des néphridies, est l'un des traits les plus caractéristiques du développement embryonnaire des *Phoronis*. Shearer (06, p. 500) s'est demandé si cette fossette ne serait pas l'homologue d'un proctodéum. Si cette homologie était admise, il en résulterait que l'anus, tel qu'il apparaît chez les *Phoronis*, ne serait pas

un anus primaire, mais un anus secondaire (phylogénétiquement), reporté vers la face dorsale, circonstance dont on pourrait tirer d'importantes déductions théoriques.

L'édification de la forme larvaire marche de pair avec les phénomènes qui viennent d'être passés en revue. La gastrulation a déjà eu pour effet de distinguer les faces dorsale et ventrale, peu différentes chez la blastula. La fermeture du blastopore détermine, à son tour, les extrémités antérieure et postérieure, les faces droite et gauche se trouvant définies par le fait même.

En même temps que se produit l'invagination stomodéale, la portion désormais préorale du corps se développe en un repli de plus en plus accentué, surplombant la bouche; c'est l'ébauche du lobe préoral. Vers son centre apparaît de très bonne heure, dorsalement, un épaississement épidermique, le ganglion larvaire. Ce n'est que plus tard que se différencie, suivant le bord libre, faisant plus d'un demi-cercle, du lobe préoral, un bourrelet ectodermique cilié, comparable au cercle ciliaire préoral (trochus) de la Trochophore. D'autre part, il se forme, en arrière de la bouche, un cercle ciliaire beaucoup plus important, entourant complètement l'embryon, très obliquement de haut en bas et d'avant en arrière. Ce cercle ciliaire, comparable à l'anneau post-oral (cingulum) de la Trochophore, est l'ébauche du cercle tentaculaire de l'Actinotroque. Il subdivise le corps de la jeune larve en une très grande région prétentaculaire, à laquelle lui-même se rattache morphologiquement, ainsi que le démontre l'étude des stades ultérieurs, et une très petite région post-tentaculaire, dont la partie centrale, plus ou moins saillante, est la papille anale, logeant l'intestin.

A ce moment, la jeune larve n'a toujours qu'une seule cavité du corps, le blastocèle embryonnaire, qui s'étend sans subdivision du lobe préoral à la papille anale, et dans lequel baignent, par des extrémités aveugles, les organes urinaires. C'est à ce moment que l'Actinotroque présente le plus de ressemblances avec le type Trochophore.

15. Développement postembryonnaire.

Le développement postembryonnaire a pour phénomène essentiel l'accroissement considérable de la région post-tentaculaire, tout particulièrement de la papille anale, qui prend les proportions d'un tronc larvaire. Cet accroissement est consécutif à l'apparition, sous l'anus, à la base de la papille anale, d'un épaississement de la paroi du corps, représentant l'ébauche du «métasome» ou tronc de l'adulte. Le métasome se développe à l'état d'invagination, à l'intérieur du tronc larvaire, et les grandes proportions que prend cette dernière région sont assurément adaptatives à ce processus particulier. Ce processus étant sans aucun doute cœnogénétique, on doit en conclure que la transformation de la papille anale embryonnaire en tronc larvaire constitue elle aussi un phénomène secondaire.

Au moment de son apparition, l'ébauche métasomique de l'Actinotroque présente une

similitude de rapports frappante avec l'ébauche du tronc [Rumpfkeim, WOLTERECK[1])] des larves de *Polygordius*, à tel point qu'il est difficile de douter de l'homologie de ces deux ébauches. Celle-ci étant admise, il en résulte que le tronc des *Phoronis* est l'homologue du tronc des Annélides, ce qui montre que, chez l'Actinotroque, le pôle postérieur vrai, morphologique, se trouve au centre de l'ébauche métasomique, c'est-à-dire à l'orifice métasomique, et non pas à l'anus. Non seulement l'anus est dorsal dès son apparition, mais la papille anale elle-même est dorsale, et, par suite, toute la région du corps de l'Actinotroque qui se développe aux dépens de cette papille anale, et devient le «tronc» larvaire, appartient morphologiquement à la face dorsale de l'animal. L'axe principal, topographiquement, de l'Actinotroque va de la bouche à l'anus, mais cet axe est secondaire par rapport à l'axe principal vrai, qui va de la bouche à l'orifice métasomique.

Circonstance extrêmement intéressante, l'ébauche du tronc des larves de *Polygordius* est tout d'abord préanale, absolument comme l'ébauche métasomique de l'Actinotroque, mais il y a, dans le développement des deux types, cette différence importante que, chez l'Actinotroque, l'ébauche métasomique s'allonge, pour donner le tube musculo-cutané, en laissant l'anus en dehors, tandis que, chez les larves de *Polygordius*, elle entoure préalablement l'anus, et l'emporte ensuite à son sommet. Le fait, établi par WOLTERECK[1]), que, chez le genre *Polygordius*, des formes voisines au point que les adultes ne se distinguent pas, ont, mais à partir seulement de l'apparition de l'ébauche métasomique, un développement très différent, le métasome s'allongeant, chez les unes, comme un appendice du pôle postérieur de la Trochophore (exolarve), tandis que, chez les autres, le métasome s'établit à l'état invaginé (endolarve), ce fait montre qu'il ne faut pas attacher trop d'importance au mode particulier de formation du métasome des *Phoronis*. Il autorise en tout cas à se demander comment les choses se passeraient chez *Phoronis*, dans le cas où le métasome se développerait à l'état évaginé. Si, une fois atteint le stade Trochophore, l'ébauche métasomique se développait à la façon d'un appendice, au pôle postérieur, ce développement ne serait autre chose qu'un accroissement de la région sous-anale, bientôt transformée en région postanale, exactement comme dans l'ontogenèse de *Sipunculus*. L'anus resterait en place à l'extrémité orale ou antérieure, tandis que le tronc de l'animal irait s'allongeant, tout en entraînant dans son intérieur le tube digestif incurvé en U. Le sac cœlomique du métasome se développerait directement avec ses rapports définitifs, au lieu d'être reporté, avec le métasome lui-même, dans l'intérieur du corps larvaire. Tout le développement postembryonnaire de l'Actinotroque est influencé par le mode cénogénétique de formation du métasome. Cette région s'établissant à l'état invaginé, la portion postérieure du corps larvaire, ou plus exactement la papille anale, prend un accroissement tout à fait disproportionné, amenant la formation d'un «tronc» larvaire, appelé à loger, non seulement le métasome, mais encore la cavité métasomique.

---

1) WOLTERECK, R. — Cité p. 203.

Le mode de formation de la cavité cœlomique du métasome ne peut manquer d'être grandement influencé par ce fait que, bien que représentant l'ébauche de la cavité du tronc de l'adulte, cette cavité est refoulée dans l'intérieur du corps larvaire. L'accord est loin d'être fait sur l'origine de la cavité métasomique. Pour SHEARER (06), elle naît aux dépens d'un saccule chevauchant sur l'intestin, la provenance exacte de ce saccule restant d'ailleurs indéterminée. Je crois, au contraire, que le deutérocèle métasomique résulte, en fait, de la cœlomisation du blastocèle, processus que je n'hésite d'ailleurs pas à considérer comme absolument cénogénétique. D'après moi, le sac cœlomique du métasome n'apparaît que consécutivement à la formation de l'ébauche métasomique, et ce sac, dont les parois s'édifient aux dépens du mésenchyme primaire, reste pendant la plus grande partie du développement postembryonnaire ouvert en avant dans le blastocèle. Ce n'est que très tard que s'achève le septum post-tentaculaire, constituant l'une des formations essentielles de l'Actinotroque. Ce septum n'est qu'une portion libre de la paroi du sac cœlomique du tronc, séparant celui-ci de la cavité préseptale, restée blastocélique, tout comme la cavité céphalique des Trochophores typiques. Quelle que soit d'ailleurs son origine, une fois développée, la cavité post-septale se présente sous la forme d'un sac complètement clos, chevauchant sur l'intestin et l'entourant complètement, d'où formation d'un mésentère sous-intestinal, entre les deux feuillets duquel est logée l'ébauche métasomique.

Mais il se forme chez l'Actinotroque, très tardivement, et peu de temps seulement avant la métamorphose, une autre cavité cœlomique, ébauche de la cavité lophophorale de l'adulte. Cette cavité lophophorale apparaît après l'achèvement de la cavité du tronc, au contact de la paroi du corps, suivant une étroite zone annulaire, limitée en arrière par l'insertion pariétale du septum, et en avant par le cercle tentaculaire larvaire; cette zone annulaire porte les ébauches des tentacules définitifs, à l'intérieur desquels la cavité lophophorale pousse des prolongements. L'origine de la cavité cœlomique lophophorale ne peut pas non plus passer pour résolue: d'après les uns, elle ne serait autre chose qu'une partie séparée de la cavité du tronc; d'après les autres, dont je suis, elle apparaît à la façon d'un schizocèle, au sein d'une masse d'abord pleine de cellules mésoblastiques accumulées. Il serait fort à souhaiter que cette question fût définitivement résolue, car elle est d'une grande importance pour la discussion de la signification morphologique de la subdivision établie, chez l'Actinotroque d'abord, par le septum, et chez la *Phoronis* ensuite, par le diaphragme. Quoi qu'il en soit, le développement postembryonnaire a pour effet de développer une grande région post-septale, ou tronc larvaire, aux dépens de la papille anale de l'embryon. Ce tronc larvaire possède une cavité cœlomique, et loge le métasome invaginé. Pendant ce temps, la région préseptale, représentant la presque totalité du corps de l'embryon, subit un accroissement beaucoup moindre, mais il se développe, suivant sa continuité avec la région post-septale, l'ébauche du cercle tentaculaire définitif, doublée, si l'on peut ainsi s'exprimer, par l'ébauche de la cavité cœlomique lophophorale.

Si l'on veut appliquer à l'Actinotroque les notions de prosome et de métasome, telles qu'elles ont été définies par HATSCHEK (88), on peut appeler «métasome» l'ébauche in-

vaginée du tronc de l'adulte seulement, et c'est ce qu'il y aurait de plus pratique; le prosome comprendrait alors tout le corps larvaire. Mais je crois qu'il est plus rationnel d'appeler métasome toute la région post-septale de l'Actinotroque, c'est-à-dire son tronc plus l'ébauche du tronc de l'adulte y renfermée; le prosome est alors représenté par toute la région préseptale et comprend l'ébauche lophophorale de l'adulte. Enfin, et cela surtout si le cœlome lophophoral était réellement fourni par le cœlome métasomique, on pourrait encore rattacher l'ébauche lophophorale au métasome, et arrêter le prosome en arrière du cercle tentaculaire larvaire, en même temps qu'en avant du cercle tentaculaire définitif. J'avais parfaitement conscience de toutes ces possibilités quand j'ai appliqué le terme de «métasome» à l'ébauche invaginée du tronc de l'adulte.

16. Comparaison de l'Actinotroque avec d'autres formes larvaires.

Il existe, sur cette question, une bibliographie très importante, qu'il est intéressant de passer rapidement en revue.

Rappelons que Joh. Müller (46), lorsqu'il publia la première description de l'*Actinotrocha*, crut avoir affaire à un animal adulte, qu'il rapporta aux Turbellariés.

Bientôt Agassiz (49) compara le nouvel animal aux larves des *Doris*, tandis que v. Siebold (50) exprimait l'opinion que l'Actinotroque est une larve, qu'il rapprochait de *Bipinnaria*.

Gegenbaur (54) ne devait pas tarder à établir la nature larvaire de l'Actinotroque, et Müller (54) finit par se ranger à cette opinion, tout en combattant l'idée qu'il pût s'agir de la larve d'un Echinoderme ou d'un Mollusque de la famille des *Doris*.

Lorsque Krohn (58) eut obtenu la métamorphose de l'Actinotroque, ce furent les caractères du ver issu de celle-ci qui lui firent supposer que cette forme est la larve d'un animal voisin des Echiurides ou des Thalassémacés; mais il n'établit pas de comparaison entre l'Actinotroque et les larves des Géphyriens.

A. Schneider (62), par contre, lorsqu'il eut suivi la métamorphose de l'Actinotroque, pensa que le jeune ver qui en résulte représenterait en quelque sorte un second stade larvaire, destiné à se transformer en un animal voisin de *Sipunculus*, mais il remarqua expressément que l'Actinotroque n'a rien de commun, dans sa forme, avec les larves de Géphyriens alors connues, savoir celles de *Sipunculus*, *Phascolosoma* et *Echiurus*.

Toujours est-il que, pour un temps, ce fut une opinion très généralement reçue, que l'Actinotroque est la larve d'un Géphyrien, tout particulièrement d'un Siponculide, mais cette opinion était basée uniquement sur la connaissance du produit de la métamorphose, et non de la larve elle-même.

En 1880, Balfour (80²) émet les plus expresses réserves au sujet du rapprochement tenté entre les *Phoronis* et les Géphyriens. Il voit dans l'Actinotroque une forme larvaire très

spéciale, qu'il n'essaye même pas de comparer à celle des Géphyriens armés ou inermes, et il considère l'Actinotroque comme plus voisine des larves d'Echinodermes que de la Trochosphère.

Pourtant, dès l'année suivante, Wilson (81), admettant comme évidentes les affinités des *Phoronis* avec les Géphyriens, exprime l'idée que l'Actinotroque réalise le type d'organisation des Géphyriens armés (Echiurides), tandis que la *Phoronis* adulte devrait se placer parmi les Géphyriens inermes (Siponculides); idée dont on ne peut méconnaître l'extrême ingéniosité, et qui aurait fourni, si elle avait été acceptée, un trait d'union solide entre les deux subdivisions si différentes des Géphyriens. Mais Wilson n'établit pas de comparaison approfondie entre les larves des Géphyriens et l'Actinotroque, car il considère celle-ci comme fortement modifiée par des adaptations secondaires. A vrai dire, la comparaison de l'Actinotroque avec les larves des Géphyriens me paraît extrêmement difficile, et leur rapprochement n'a été que très exceptionnellement mis en avant, ainsi par Blochmann (92, p. 45), qui estime, quant à lui, qu'il y a concordance complète entre l'Actinotroque et la larve de *Sipunculus*.

Une autre idée a été exprimée pour la première fois par Caldwell (82). Pour cet auteur, qui admet les affinités des *Phoronis* avec les Bryozoaires et les Brachiopodes, l'Actinotroque, jusqu'au moment où s'allonge sa région anale, est identique au type de la Trochosphère. Caldwell constate que, contrairement à ce qui existe chez cette dernière, chez l'Actinotroque c'est l'anneau ciliaire postoral (c'est-à-dire la couronne tentaculaire) qui est le plus développé.

Hatschek (91), à son tour, après avoir formulé la théorie de la Trochophore, admit que l'Actinotroque est une Trochophore modifiée. Mais, si j'estime que cette manière de voir s'impose absolument, il ne s'ensuit malheureusement pas qu'elle nous renseigne sur les affinités immédiates des *Phoronis*, attendu que des larves du type Trochophore, plus ou moins modifié, se rencontrent dans les groupes les plus divers.

C'est ainsi que les larves des Bryozoaires et des Brachiopodes ont été ramenées au type Trochophore, et l'on a pu, par cet intermédiaire, établir des comparaisons entre les larves de ces deux groupes et l'Actinotroque.

En 1885, Harmer (85), considérant les Endoproctes, qui pour lui sont les plus primitifs des Bryozoaires, comme de vraies Trochosphères (mieux vaut Trochophores), admet que les Endoproctes ont par là certaines affinités avec Actinotrocha, c'est-à-dire que les larves seules des *Phoronis*, d'une part, et des Endoproctes, d'autre part, étant les unes et les autres des Trochophores, auraient des caractères communs; car Harmer estime que la comparaison des adultes est extrêmement difficile. Mais Harmer ne tenta pas de rapprochement direct entre les larves des deux groupes. Il mentionne la possibilité d'après laquelle le sac ventral des larves de *Loxosoma* serait comparable au tube métasomique de l'Actinotroque.

Ostroumoff (86[2]) établit peu après la même comparaison, et cette idée fut en outre reprise par Barrois (86). Ce dernier auteur admet à son tour que les larves des Bryozoaires, comme l'Actinotroque, sont dérivées de la Trochophore, mais avec cette différence importante que, à la suite de la métamorphose, il y aurait chez les Bryozoaires prédominance de la face

aborale, tandis que chez *Phoronis* c'est la prédominance du tube ventral dévaginé qui existe manifestement (p. 86).

Korschelt & Heider (93) admettent un groupe des «Molluscoïdes» équivalent aux Tentaculata de Hatschek (88), c'est-à-dire qu'ils réunissent les Bryozoaires ectoproctes avec les Brachiopodes et *Phoronis*. Ils appuient leur opinion non seulement sur l'anatomie des animaux adultes, mais encore sur les données de l'ontogenèse et sur la comparaison des formes larvaires, bien qu'ils trouvent la comparaison des larves plus difficile que celle des adultes. Pourtant, les auteurs croient pouvoir considérer comme homologues le métasome de l'Actinotroque, le sac interne des larves d'Ectoproctes, et le segment pédieux des larves de Brachiopodes, ces parties étant, dans tous les cas, développées à l'état d'invagination; et ils pensent que, de ces trois types de larves, l'Actinotroque est le plus primitif et le seul susceptible d'expliquer la métamorphose des Molluscoïdes.

Il est juste de remarquer que les données dont disposaient Korschelt & Heider étaient insuffisantes pour leur permettre d'établir une comparaison détaillée entre les larves des différentes subdivisions des Molluscoïdes, tels qu'ils les entendent, et le rapprochement qu'ils ont tenté entre ces différentes larves n'a pu être poussé bien loin, dans l'état fort imparfait encore des connaissances sur lesquelles ils pouvaient tabler. Il ne me paraît pas qu'il y ait eu, depuis la publication du traité de Korschelt & Heider, de nouvelles découvertes sur le développement des Bryozoaires ou la structure de leurs larves, qui soient de nature à faciliter le rapprochement entre ces larves et l'Actinotroque, et je ne pense pas que ce rapprochement ait été nouvellement tenté. Il convient pourtant de mentionner le rapprochement esquissé par Kupelwieser (06, p. 43) entre le sac interne du Cyphonautes, l'ébauche métasomique invaginée de l'Actinotroque et l'ébauche du tronc des larves de *Polygordius*, rapprochement très suggestif et sur lequel j'aurai à revenir.

D'autre part, dans son étude du développement de *Terebratulina*, Conklin (02) s'est prononcé en faveur du rapprochement de la larve de ce Brachiopode avec l'Actinotroque. Il estime, tout en ne méconnaissant pas certaines différences, que l'une et l'autre se ramènent au type Trochophore et présentent plusieurs particularités communes.

Il reste une dernière idée à mentionner: c'est celle de la comparaison d'Actinotrocha avec Tornaria, tentée pour la première fois par Goette (76) en 1876, puis combattue par Spengel (93); comparaison si difficile à soutenir, que Masterman (97) lui même, lorsqu'il défendit la parenté des *Phoronis* avec les Entéropneustes, établit de préférence la comparaison entre Actinotrocha et *Balanoglossus*, plutôt qu'entre les larves ou les adultes des deux groupes.

Plus nouvellement, enfin, K. C. Schneider (02, p. 217) se montre disposé à rapprocher Actinotrocha de Tornaria, Bipinnaria et Auricularia — toutes larves d'Entérocœliens, à ses yeux — plutôt que de la Trochophore; mais, si l'auteur fait valoir certaines données en faveur de sa manière de voir, il en laisse d'autres, moins favorables assurément, en dehors de la discussion, sur laquelle il ne s'étend d'ailleurs pas. L'opinion de Schneider n'en méritait pas

moins d'être signalée, cet auteur reprenant les idées anciennement exprimées par v. SIEBOLD (50) et par BALFOUR (80^2), d'un rapprochement de l'Actinotroque avec les larves d'Echinodermes, ainsi que par GOETTE (76) et par MASTERMAN (97), d'un rapprochement de l'Actinotroque avec la Tornaria.

L'Actinotroque et la Trochophore.

CALDWELL (82) a le premier exprimé l'opinion que, jusqu'au moment où s'allonge sa papille anale, l'Actinotroque rentre dans le type de la Trochosphère. Mais, attribuant à la cavité préseptale larvaire la valeur d'un cœlome, et, qui plus est, d'un entérocèle, il considéra comme probable que les autres «Trochosphères» sont aussi entérocéliennes, hypothèse qui, il est à peine besoin de le constater, ne s'est pas vérifiée.

HATSCHEK (91), qui a établi la conception quelque peu abstraite de la Trochophore, a, de son côté, considéré l'Actinotroque comme une Trochophore modifiée. Il compara (91, fig. 301, p. 312) le ganglion nerveux de l'Actinotroque à la plaque syncipitale de la Trochophore, et vit dans le cercle tentaculaire de l'Actinotroque l'homologue du cercle ciliaire postoral de la Trochophore. Cette comparaison entre la Trochophore, telle qu'elle a été définie par HATSCHEK, et l'Actinotroque, a été nouvellement reprise par CONKLIN (02, p. 64); et cet auteur a retrouvé dans l'Actinotroque tous les traits essentiels de la Trochophore.

En réalité, la ressemblance entre l'Actinotroque et la Trochophore est très généralement admise actuellement. J'irai même jusqu'à dire qu'elle est incontestable, à tel point qu'il me semble absolument superflu d'établir une fois de plus la comparaison. L'Actinotroque est donc une Trochophore modifiée. Voilà le fait. Quant aux conclusions à tirer de ce fait, elles différeront complètement suivant la signification que l'on accordera à la Trochophore. Mais j'estime que ce n'est point ici le lieu de discuter la valeur morphologique de cette forme larvaire, l'élément spéculatif devant malheureusement jouer un trop grand rôle dans une semblable discussion.

S'il n'est pas difficile de ramener l'Actinotroque au type général de la Trochophore, il est beaucoup moins aisé de préciser de quelles Trochophores elle se rapproche le plus. Pourtant, si l'on fait abstraction de bien des différences évidentes, la larve des *Polygordius* présente, quant à la première ébauche du tronc de l'adulte, une similitude frappante avec l'ébauche métasomique de l'Actinotroque. WOLTERECK[1]) a en effet montré que, chez les larves de *Polygordius* de l'un et l'autre type, l'ébauche du tronc est tout d'abord préanale, ventrale par rapport à l'anus, ce qui correspond absolument à la situation de l'ébauche métasomique de l'Actinotroque. L'homologie des ces deux ébauches me paraît difficile à mettre en doute, et ceci est extrêmement important, puisqu'il en résulte l'homologie du tronc des *Phoronis* avec le tronc des Annélides. Cette conclusion me paraît la plus importante que l'on soit autorisé à tirer de la comparaison de l'Actinotroque avec la Trochophore.

1) Cité p. 203.

L'Actinotroque et les larves des Géphyriens.

Cette comparaison n'a pour ainsi dire jamais été tentée, même par les auteurs partisans d'une parenté entre les *Phoronis* et les Géphyriens. C'est ainsi que déjà A. Schneider (62) a constaté que l'Actinotroque se distingue absolument des larves de *Sipunculus*, *Phascolosoma* et *Echiurus*. Blochmann (92, p. 45) a pourtant exprimé l'opinion que l'Actinotroque concorde absolument avec la larve de *Sipunculus*, mais c'est là une opinion qu'il n'a pas autrement développée, ce qui en rend la discussion impossible. Pour ma part, je n'aperçois pas de ressemblances immédiates entre l'Actinotroque et la larve de *Sipunculus*, et ne puis admettre entre elles que des affinités indirectes, par l'intermédiaire de la Trochophore. La comparaison entre l'Actinotroque et la larve de *Sipunculus* ne me paraît d'ailleurs possible que si l'on admet que le tronc de la *Phoronis*, tout comme celui de *Sipunculus*, sont l'homologue du tronc des Annélides, l'anus étant antéro-dorsal dans les deux premiers cas et postéro-terminal dans le second.

A vrai dire, bien que la ressemblance de la *Phoronis* adulte soit incontestablement plus grande avec les Siponculides qu'avec les Echiurides, il ne me semble pas plus difficile de comparer l'Actinotroque à la larve de ces derniers qu'à celle des premiers, mais les similitudes que montre cette comparaison sont d'ordre absolument général. L'Actinotroque et les larves des Géphyriens sont des Trochophores modifiées, mais leurs modifications sont différentes et il est extrêmement difficile de trouver des ressemblances spéciales entre l'Actinotroque et les larves de Géphyriens, fût-ce avec celles des Siponculides, c'est-à-dire des ressemblances autres que celles qui sont assurées par l'intermédiaire de la Trochophore.

L'Actinotroque et les larves des Bryozoaires (Ectoproctes).

On se trouve, pour cette comparaison, sur un terrain extrêmement difficile, les larves des Bryozoaires étant manifestement fort peu primitives. Il n'en est pas moins vrai que l'on a depuis longtemps ramené ces larves, elles aussi, au type de la Trochophore. Aussi est-ce, encore une fois, par l'intermédiaire de ce type général que l'on a pu rapprocher les larves de Bryozoaires de l'Actinotroque, et l'on a trouvé une ressemblance spéciale entre elles dans le fait que, chez les larves de Bryozoaires comme chez l'Actinotroque, la majeure partie des parois du tronc est ébauchée sous la forme d'une invagination de la face ventrale, qui s'évagine au cours de la métamorphose. Cette comparaison a d'ailleurs été fertile surtout pour la compréhension de la morphologie des Bryozoaires, tandis qu'elle n'a guère pu éclaircir les questions obscures relatives aux *Phoronis* elles-mêmes.

On considère généralement que l'ébauche métasomique se forme, chez l'Actinotroque, à la face ventrale, d'où cette première conclusion que le tronc des *Phoronis* a la valeur morphologique d'un pédoncule ventral, et la seconde conclusion, indirecte, que la majeure partie du corps des Bryozoaires appartient à la face ventrale. Pourtant, si l'on compare le «sac interne» des larves de Bryozoaires avec l'ébauche métasomique de l'Actinotroque et l'ébauche préanale du tronc des larves de *Polygordius*, et que l'on admette l'homologie des deux premiers ainsi

que celle des deux derniers, on en sera nécessairement conduit à conclure à l'homologie du corps des Bryozoaires avec le tronc des Annélides, et l'on admettra que l'extrémité aborale des Bryozoaires, tout comme celle des *Phoronis*, est morphologiquement postérieure, et non pas ventrale, comme on le pense généralement.

L'Actinotroque et les larves des Brachiopodes.

Caldwell (82, p. 381) a établi une comparaison sommaire entre l'Actinotroque et les larves des Brachiopodes, à la suite de laquelle il est arrivé à cette conclusion que les deux valves des Brachiopodes seraient ventrales. C'est là une opinion contre laquelle s'est élevé Blochmann (92, p. 49), bien qu'il ait admis les affinités des *Phoronis* avec les Brachiopodes et reconnu certains traits communs aux larves de ces deux groupes (p. 44).

La comparaison qui nous occupe a été reprise par Korschelt & Heider (93), et ces auteurs attachent une importance spéciale au fait que le «segment pédieux» des larves de Brachiopodes s'établit à l'état d'invagination, tout comme le métasome chez l'Actinotroque.

Mais c'est par Conklin (02) que le rapprochement entre les larves des Brachiopodes (*Terebratulina septentrionalis*) et l'Actinotroque a été poussé le plus loin. Il fait valoir que, indépendamment de la ressemblance générale avec la Trochophore, réalisée de part et d'autre, il se trouve encore les ressemblances spéciales suivantes: dans un cas comme dans l'autre le cercle ciliaire postoral (cingulum) est fortement développé et entoure obliquement le corps; c'est aux dépens de ce cercle ciliaire que se développe le lophophore ou le manteau; enfin, au cours de la métamorphose, le lophophore ou le manteau se rabat en avant sur le lobe préoral (p. 65). Si Conklin a, d'autre part, reconnu certaines différences entre les larves mises en parallèle, c'est qu'il s'en référait aux publications de Masterman (97, 00). Une fois qu'il a eu connaissance du mémoire d'Ikeda (01), réfutant en grande partie les faits nouveaux avancés par Masterman, Conklin déclare: «With the exception of the single septum between the collar and the trunk regions there are no important differences between Actinotrocha and the brachiopod larva» (p. 70). M'est avis que c'est aller un peu loin dans cette comparaison, et que les ressemblances entre l'Actinotroque et les larves des Brachiopodes ne sont pas telles que l'on puisse se rallier sans réserves à la manière de voir de Conklin.

Les anciens observateurs, tablant sur les renseignements que l'on possédait sur le développement des Testicardes, ont généralement admis que les larves de ce groupe sont caractérisées par leur subdivision en trois «segments», céphalique, palléal et pédonculaire [tête, tronc et pied, Delage & Hérouard (97, p. 276)]; mais Shipley (83) s'est déjà élevé contre l'idée que ces segments auraient la valeur de vrais métamères (p. 514). Et, récemment, Conklin (02) a clairement montré que la larve de *Terebratulina* n'est aucunement segmentée: «the appearance of segmentation is due merely to the formation of the mantle from the middle region of the body» (p. 53). Simultanément avec Conklin, Yatsu[1]) a fait connaître les résultats de ses

1) Yatsu, N. — On the Development of *Lingula anatina*. Journ. Coll. Sc. Japan Tokyo Vol. 17 Art. 4 1902.

recherches sur le développement de *Lingula*. Nous savons maintenant que, chez cet Ecardide, le plus ancien, paléontologiquement, de tous les Brachiopodes, la larve ne montre qu'une subdivision en deux régions, «the arm-apparatus representing the cephalic «segment» and the remaining part constituting the thoracic» (p. 104).

Le développement des Ecardides, que l'on s'accorde généralement à considérer comme les plus primitifs des Brachiopodes, d'une part, et celui des Testicardides, d'autre part, accusent des divergences considérables. Je ne pense pas qu'il y ait lieu d'attacher une importance spéciale au fait, mis en lumière par Yatsu, que, tandis que la cavité secondaire du corps est un entérocèle chez les Testicardides, elle est un schizocèle chez *Lingula*; et l'auteur japonais est certainement d'accord avec l'idée généralement dominante aujourd'hui, relativement aux différences dans le mode de formation de la cavité secondaire du corps, quand il dit: «to my opinion there is as little difference between the schizocoel and the enterocoel types of the formation of the body-cavity (deuterocoel — Ziegler), as between gastrulation and polar ingrowth (Einwucherung)» (p. 103).

Mais il est une autre conclusion de Yatsu qui me paraît avoir une très grande importance: «the peduncle of the Ecardines cannot be homologized with that of the Testicardines from the morphological nor from the embryological point of view» (p. 104). Cette conclusion est assurément déconcertante pour ceux qui admettent la parenté des Brachiopodes avec les *Phoronis* et veulent tenter une comparaison de leurs larves. En effet, le rapprochement entre les *Phoronis* et les Brachiopodes implique l'homologie entre le tronc des premiers et le pédoncule des seconds, et il semble qu'aucun Brachiopode ne soit mieux indiqué pour ce rapprochement que *Lingula*, le pédoncule ayant, chez ce genre, des proportions tout à fait exceptionnelles, au point qu'il représente, comme le tronc des *Phoronis*, la plus grande partie du corps de l'animal. Or si, comme le pense Yatsu, le pédoncule de *Lingula* n'est pas l'homologue du pédoncule des Testicardides, et si l'on admet que ce soit au pédoncule de *Lingula* que le tronc des *Phoronis* doit se comparer, il en résulte que le «métasome» de l'Actinotroque (ébauche du tronc de l'adulte) n'est pas comparable au «segment pédonculaire» des larves des Testicardides, et le rapprochement entre ces larves et l'Actinotroque tombe de lui-même.

Il ne faut, toutefois, pas se dissimuler que nos connaissances relatives à l'ontogenèse des Brachiopodes sont absolument insuffisantes encore pour permettre une comparaison détaillée et fructueuse entre cette ontogenèse et celle d'autres groupes, en l'occurrence celle des *Phoronis*. Cette comparaison est d'ailleurs singulièrement compliquée par le fait que, tandis que les Testicardides ont une forme larvaire plus ou moins réductible à la Trochophore, et une métamorphose, le développement de *Lingula* se fait sans métamorphose, la larve, qu'il est bien difficile de ramener au type Trochophore, prenant graduellement les caractères de l'adulte.

Pour conclure, j'estime qu'une comparaison entre l'Actinotroque et la larve de *Lingula* n'est pas possible; quant au rapprochement entre l'Actinotroque et les larves de Testicardides, il ne peut se faire que par l'intermédiaire de la Trochophore, l'Actinotroque étant

d'ailleurs bien moins éloignée de ce type que les larves des Brachiopodes. Rien ne me paraît moins établi que l'homologie du «segment pédonculaire» des larves de Testicardides avec le «métasome» de l'Actinotroque.

L'Actinotroque, la Tornaria et les larves d'Echinodermes.

On a vu que v. SIEBOLD (50) avait eu l'idée de comparer l'Actinotroque avec Bipinnaria, idée contre laquelle s'est élevé JOH. MÜLLER (54); on a vu aussi que BALFOUR (80^2) avait exprimé l'opinion que l'Actinotroque est plus voisine des larves d'Echinodermes que de la Trochosphère. Ces comparaisons n'ont d'ailleurs pas été développées. D'autre part, GOETTE (76) a tenté une comparaison entre Actinotrocha et Tornaria, et cette comparaison a été combattue par SPENGEL (93), puis reprise par MASTERMAN (97, p. 321), qui est arrivé à l'opinion que «the fully developed Actinotrocha is more nearly allied to Balanoglossus than to its larval form, Tornaria» (p. 322). Cette opinion était basée sur la conception fausse que se faisait MASTERMAN (97) de la morphologie de l'Actinotroque; et quand, ultérieurement, MASTERMAN (00) s'est prononcé contre l'idée, admise par ROULE (98), que l'Actinotroque est une Trochophore, c'est encore sur cette conception fausse qu'il s'appuyait.

Plus nouvellement, K. C. SCHNEIDER (02) a également refusé de voir dans l'Actinotroque une Trochophore, car, pour lui, cette dernière larve n'appartient qu'aux «Plerocölia (Zygoneura), Pleromaten mit Cölarräumen» (p. 238); les «Lophophora» (*Phoronis* et Bryozoaires ectoproctes) rentrent au contraire dans le groupe des «Enterocölia, Cölenterier mit gesonderten Cölarräumen» (p. 239). D'où résulte que, pour SCHNEIDER, l'Actinotroque doit être rapprochée de la Tornaria et des larves d'Echinodermes (Bipinnaria et Auricularia). Je ne puis entrer dans la discussion de cette manière de voir, en faveur de laquelle l'auteur fait d'ailleurs valoir certains arguments; entrer dans cette discussion, ce serait nous condamner à faire la critique de la classification et de la terminologie de SCHNEIDER et nous aventurer sur un terrain trop spéculatif. Aussi ne veux-je que poser la question de savoir s'il est légitime de voir dans les *Phoronis* des «Cœlenteria, Metazoen, deren Mesoderm vom Entoderm stammt und phylogenetisch als Enterocöl auftritt»? (p. 239). Mieux vaudrait certainement ne pas appliquer à ce groupe, si tant est qu'on veuille l'admettre, un nom qui pose en axiome l'hypothèse d'après laquelle la cavité secondaire du corps, ou deutérocèle [ZIEGLER (98)] serait phylogénétiquement entérocélienne, plutôt que schizocélienne.

Si l'on reconnaît, avec SPENGEL (93, p. 675), que la Tornaria est une Trochophore modifiée, l'Actinotroque, en étant une de son côté, aura, toujours par cet intermédiaire, des affinités éloignées avec la Tornaria; mais il ne me paraît pas que ces deux larves soient modifiées parallèlement. Si l'on était, d'autre part, contre SPENGEL cette fois, disposé à admettre le rapprochement de la Tornaria avec les larves des Echinodermes, l'Actinotroque aurait, par le double intermédiaire de la Trochophore et de la Tornaria, des affinités avec les larves des Echinodermes. Toujours est-il que les affinités de l'Actinotroque avec Tornaria, et bien plus encore avec les larves des Echinodermes, sont fort peu étroites et tout à fait détournées.

17. Métamorphose de l'Actinotroque.

L'Actinotroque complètement développée, «mûre», prête à la métamorphose, est caractérisée par une subdivision en deux régions, auxquelles s'appliquent fort bien les termes de prosome et de métasome, tels qu'ils ont été définis par HATSCHEK (88). Le prosome, c'est toute la région prétentaculaire jusques et y compris le cercle tentaculaire; le métasome, c'est, strictement, toute la région post-tentaculaire, c'est-à-dire le «tronc larvaire» plus l'ébauche du tronc de l'adulte renfermée en son intérieur. Pourtant, j'ai appliqué, dans toute la partie descriptive, le terme de «métasome» pour désigner plus spécialement l'ébauche du tronc de l'adulte, développée à l'état d'invagination à l'intérieur du «tronc larvaire»; cette ébauche représente, en effet, la presque totalité du tronc de l'adulte.

Chez l'Actinotroque complètement développée, le prosome et le métasome *s. str.* sont séparés extérieurement par le cercle tentaculaire, entourant le corps obliquement de haut en bas et d'avant en arrière; intérieurement la séparation des deux régions est effectuée par un septum membraneux, dont l'insertion pariétale suit, un peu en arrière, le cercle tentaculaire. La cavité préseptale est hæmocélique, et dérive directement du blastocèle embryonnaire; elle est comparable à la cavité céphalique (Kopfhöhle) des Trochophores d'Annélides. La cavité post-septale est au contraire cœlomique.

La différence entre le prosome et le métasome est encore accentuée par le fait que, chez la jeune larve, le prosome constitue la presque totalité de l'organisme, le métasome n'étant représenté que par la papille anale, d'importance relativement insignifiante. C'est seulement au cours du développement postembryonnaire que cette papille anale s'accroît de plus en plus, jusqu'à devenir, à son tour, la région principale ou «tronc» de la larve. Il n'est pas douteux que le grand développement pris par le tronc larvaire, secondaire ontogénétiquement, soit également secondaire phylogénétiquement; car il est en rapport avec cette circonstance, assurément cénogénétique, que l'ébauche du tronc de l'adulte s'établit à l'état d'invagination à l'intérieur du corps larvaire.

La métamorphose a pour phénomène essentiel l'évagination de l'ébauche du tronc de l'adulte, le tube digestif, plié en deux, passant en son intérieur. Quant aux parois du corps larvaire, leur sort est très différent suivant que l'on considère la région prétentaculaire ou la région post-tentaculaire. La paroi de la région prétentaculaire se détache, emportant le cercle tentaculaire larvaire, et est avalée; il y a nécessairement deux lignes de rupture, l'une suivant la limite entre les cercles tentaculaires larvaire et définitif, l'autre suivant l'entrée de l'œsophage. La disparition des parois séparant ces deux lignes est accompagnée du rapprochement de celles-ci, et suivie de leur soudure. Ainsi le cercle tentaculaire définitif en arrive à entourer immédiatement l'entrée de l'œsophage. En définitive, les parois du prosome, en tant que région préseptale, disparaissent presque totalement; il n'en

subsiste que l'étroite région annulaire portant les tentacules définitifs, s'étendant immédiatement en avant de l'insertion pariétale du septum jusqu'à la base des tentacules larvaires. La paroi du «tronc» larvaire, au contraire, subsiste, et subit simplement une contraction considérable, ramenant cette région aux faibles proportions de la papille anale de l'adulte.

Ainsi, la métamorphose a pour résultat, d'une part, la disparition presque complète du «prosome», dont il ne reste que le cercle tentaculaire définitif, ébauche du lophophore de l'adulte, et, d'autre part, l'édification du tronc de l'adulte aux dépens du «métasome», c'est-à-dire principalement l'ébauche évaginée, mais aussi le «tronc» larvaire, qui se retrouve dans la papille anale de l'adulte. La papille anale larvaire, qui s'était dilatée pour loger en son intérieur l'ébauche du tronc de l'adulte, ce qui lui donnait les proportions d'un tronc larvaire, se retrouve, après l'évagination de cette ébauche, dans la papille anale de l'adulte. On doit admettre que, si le tronc se développait directement, à l'état évaginé, la papille anale larvaire constituerait l'ébauche immédiate de la papille anale de l'adulte.

Une idée pour la première fois formulée par CALDWELL (82), et adoptée par la majorité des auteurs, c'est que l'axe principal de l'Actinotroque, allant de la bouche à l'anus, est à angles droits avec l'axe principal, oro-aboral, de la *Phoronis*. L'axe principal serait antéro-postérieur chez l'Actinotroque, tandis qu'il serait dorso-ventral chez la *Phoronis*. Cette manière de voir suppose que l'on considère l'anus comme marquant, à tout moment de l'ontogenèse, l'extrémité postérieure morphologique; alors, l'ébauche du tronc de l'adulte apparaît à la face ventrale de la larve, et le tronc de l'adulte peut être considéré comme l'équivalent morphologique d'un pédoncule ventral. J'estime, quant à moi, qu'il est au moins aussi légitime de considérer que l'anus apparaît un peu dorsalement, de telle sorte que le pôle postérieur morphologique se trouve situé sous l'anus, là où se forme l'ébauche métasomique. Dans cette hypothèse, l'axe antéro-postérieur de l'Actinotroque complètement développée ne correspondrait pas à son axe principal, oro-anal; son axe antéro-postérieur vrai irait de la bouche à l'orifice métasomique, et tout le «tronc» larvaire appartiendrait à la face dorsale; il est de fait, d'ailleurs, que la papille anale larvaire, puis le tronc qui se développe à ses dépens, sont incurvés dorsalement, et que ce n'est qu'ultérieurement que le tronc larvaire se redresse et se met dans l'axe principal.

Si l'on admet cette interprétation de l'orientation morphologique de l'Actinotroque, on en sera conduit à reconnaître que le développement du «métasome» invaginé est réductible à l'allongement de l'animal suivant son axe antéro-postérieur. Une fois la métamorphose effectuée, le résultat est le même que si la région sous-anale de la jeune Actinotroque s'était allongée directement, ainsi que cela se passe chez *Sipunculus*, l'anus restant en place tandis que le tronc s'allonge en arrière de lui.

J'ai déjà insisté à différentes reprises sur l'identité des rapports que présentent l'ébauche métasomique de l'Actinotroque, au moment de sa première apparition, et l'ébauche du tronc

des larves de *Polygordius*, telle que Woltereck[1]) l'a fait connaître, et j'ai trouvé dans cette identité un argument précieux en faveur de l'homologie du tronc insegmenté des *Phoronis* et le tronc segmenté des Annélides. Il est clair que, si l'on admet cette homologie, l'idée d'après laquelle l'axe antéro-postérieur des *Phoronis* se trouverait dans la ligne bucco-anale n'est plus défendable. Et il me semble que, si l'on interprète l'orientation de l'Actinotroque comme je l'ai fait, on ne trouvera dans la métamorphose aucun fait empêchant de considérer le tronc des *Phoronis*, tout comme celui des Siponcles, comme produit par un allongement de la région sous-anale, bientôt transformée en région post-anale.

J'ai établi un rapprochement entre le mode de formation du «métasome» chez l'Actinotroque et chez la larve des *Polygordius*. Si l'on compare la métamorphose des deux types, on constatera qu'elle entraîne, de part et d'autre, une disparition presque complète des parois du «prosome», mais il y a cette différence essentielle qu'on ne trouve pas, chez l'Actinotroque, l'équivalent du «Kopfkeim» [Woltereck[1])] des *Polygordius*; je laisse de côté bien d'autres différences moins importantes.

C'est, incontestablement, de la métamorphose des Bryozoaires ectoproctes que la métamorphose de l'Actinotroque se rapproche le plus, et l'on a même trouvé, dans la dernière, l'explication de la métamorphose des Bryozoaires, considérablement obscurcie par des phénomènes secondaires. Admettant que le tronc des *Phoronis* appartient tout entier à la face ventrale, on en a été conduit à considérer qu'il en est de même chez les Bryozoaires. Si l'on reconnaît au contraire, que l'extrémité aborale des *Phoronis* est morphologiquement postérieure, on en conclura que, chez les Bryozoaires comme chez les *Phoronis*, l'anus est antéro-dorsal, comme le veut d'ailleurs Lang (88[1], p. 209).

Quant à la ressemblance entre la métamorphose de l'Actinotroque et celle des Brachiopodes (Testicardides), elle me paraît plus apparente que réelle.

V. Affinités des Phoronis.

Note historique. — Rappelons d'abord que Joh. Müller (46), lorsqu'il découvrit l'*Actinotrocha*, crut se trouver en présence d'un animal adulte, et le rapporta, quoique avec quelque doute, à la classe des Turbellariés. Son erreur est presque amusante, en ce sens que c'est le corps de l'adulte (métasome), développé à l'intérieur du corps de la larve, qu'il prit pour les organes génitaux. Cette ébauche tubulaire contournée resta longtemps encore un organe énigmatique.

---

1) Cité p. 203.

Peu après la découverte de l'Actinotroque, AGASSIZ (49) émit l'idée qu'elle représentait une larve de la famille des *Doris*, tandis que v. SIEBOLD (50) la rapprochait de Bipinnaria. MÜLLER (54) fut ainsi amené à revenir sur la question. Il reconnut que l'Actinotroque n'est pas une forme sexuée, mais ne sut pas décider si, vraiment, elle n'est rien de plus qu'une larve. Il exprima l'opinion que la question serait tranchée par l'explication du tube enroulé dans l'intérieur de l'animal.

GEGENBAUR (54) établit que l'Actinotroque est une larve, mais il ne se prononça pas sur ses affinités. COBBOLD (58), par contre, dit avoir été frappé, au premier abord, par la ressemblance de l'Actinotroque avec Pluteus, mais être arrivé à la conclusion qu'elle doit être plutôt rapprochée des Bryozoaires.

Avant de passer à la revue des nombreuses opinions basées sur l'anatomie de la *Phoronis* adulte, il n'est pas sans intérêt de noter les idées exprimées par plusieurs auteurs au sujet de la position systématique du jeune Ver nouvellement métamorphosé, à une époque où l'adulte n'était pas encore connu, ou bien où l'on ignorait encore l'identité générique d'Actinotrocha et de *Phoronis*.

Dès 1850, MÜLLER (50) signale un Ver qu'il a pêché à la surface de la mer, à Helgoland, et le rapporte au genre *Sipunculus*. La description qu'il en donne ne peut, toutefois, laisser aucun doute qu'il se soit agi d'une jeune *Phoronis*, tout nouvellement métamorphosée. MÜLLER se trouve donc être, en fait, le premier qui ait observé l'Actinotroque métamorphosée, lui qui a tant cherché cette métamorphose sans pouvoir l'obtenir!

KROHN (58), quoique n'ayant pu saisir le moment critique de la métamorphose de l'Actinotroque, en vit le résultat, représenté par un animal vermiforme, qu'il prit d'abord pour un Annélide de la famille des Térébellacés, idée qu'il abandonna pour l'hypothèse d'après laquelle ce Ver serait appelé à perdre ses tentacules et à se transformer en un animal voisin des Echiurides ou des Thalassémacés. Peu après, CLAPARÈDE (61) décrivit à son tour, sous le nom de *Sipunculus*, et le représenta très exactement, un jeune Ver pêché à la surface de la mer, certainement une jeune *Phoronis* comparable à celle que MÜLLER avait eue sous les yeux.

Enfin, à la suite de sa belle étude de la métamorphose d'Actinotrocha, A. SCHNEIDER (62) exprime également l'opinion que le Ver résultant de cette métamorphose est un *Sipunculus*.

Dans une nouvelle publication, CLAPARÈDE (63) se range à cette manière de voir, et c'est aussi celle qu'adoptent, dans leurs traités, CARUS (63) et CLAUS (68), le premier donnant l'Actinotroque comme la larve d'un Siponculide, le second comme la larve d'un Géphyrien.

Il y eut donc unanimité à cette époque, alors que l'on ignorait que le Ver issu de la métamorphose de l'Actinotroque était le stade jeune de la *Phoronis*, pour considérer ce Ver comme Géphyrien, et tout particulièrement comme Siponculide. Aussi, quand KOWALEVSKY (66) établit l'identité de *Phoronis* avec *Actinotrocha*, nous dit-il que la *Phoronis* n'est rien d'autre que le *Sipunculus* dérivant d'*Actinotrocha*.

Passons maintenant en revue les idées, aussi diverses que nombreuses, émises relative-

ment à la position systématique du genre *Phoronis*, et basées sur la connaissance de l'adulte, ou bien à la fois de l'adulte et de la larve.

Wright (56[2]), lorsqu'il fit connaître les *Phoronis*, exprima l'opinion qu'elles ont des caractères communs avec les Bryozoaires, les Tuniciers et les Annélides, mais il considéra comme probable que c'est dans cette dernière classe qu'elles devront se placer. Bientôt après, Allman (57) qualifie la *Phoronis* d'«Annélide homomorphe des Bryozoaires phylactolémates». van Beneden (58), à son tour, considère cet animal comme «Annélide céphalobranche sans soies», et pense que d'autres genres viendront, avec le temps, se grouper autour de lui. Quant à Dyster (58), il attira l'attention sur les analogies que la *Phoronis* possède avec les Céphalobranches, d'une part, et les Bryozoaires, d'autre part.

Dans son Jahresbericht pour 1857, c'est dans le chapitre consacré aux Annélides que Leuckart (58) rend compte de la découverte du genre *Phoronis*. Il fait remarquer que l'absence de segmentation et de soies rapproche la *Phoronis* des Siponculides, tandis que l'appareil tentaculaire rappelle les Bryozoaires d'eau douce.

Carus (63) place la *Phoronis* à la suite des Céphalobranches, et de Quatrefages (65) la range dans la famille des Serpuliens, la considérant comme Sabellide dégradée.

Ainsi donc, pendant la dizaine d'années qui suivit la découverte de la *Phoronis* adulte, aussi longtemps que l'on ignora ses rapports avec l'Actinotrocha, l'idée de la parenté de la *Phoronis* avec les Annélides prévalut absolument. Mais cette idée a été complètement abandonnée depuis lors, et n'a plus qu'un intérêt historique.

En 1867, Kowalevsky (67) établit définitivement l'identité de la *Phoronis* et de l'Actinotrocha. Mais l'auteur russe se prononce contre l'idée d'une parenté entre *Phoronis* et les Géphyriens ou les Bryozoaires. Il pense plutôt à une parenté avec les Mollusques, mais ne fournit pas d'arguments en faveur de cette hypothèse, qui n'a jamais été reprise.

Maintenant, c'est au chapitre des Géphyriens que nous devons chercher, dans le Jahresbericht de Leuckart (67) l'analyse du mémoire de Kowalevsky (67). En effet, pendant les années qui vont suivre, c'est l'idée d'une parenté des *Phoronis* avec les Géphyriens, en grande partie basée, nous l'avons vu, sur la connaissance du jeune Ver produit par la métamorphose de l'Actinotroque, qui aura la faveur des zoologistes. Claparède (68), par exemple, ne tarde pas à exprimer l'opinion que les *Phoronis* ont des affinités à la fois avec les Géphyriens et avec les Bryozoaires. Puis c'est Claus (72) qui établit, en 1872, non sans hésitation, l'ordre des «Géphyriens tubicoles» pour y placer les *Phoronis*. Mais, à cette époque, il avait encore peine à croire que le Siponculide qui se forme aux dépens de la «véritable Actinotroque» fût bien une *Phoronis*.

A son tour, Giard (78[1]) emploie, en 1878, la qualification de Géphyrien tubicole pour désigner la *Phoronis*.

Mais, en 1880, Balfour (80[1]), tout en se servant encore du même terme, fait remarquer que le développement des *Phoronis* est si différent de celui des autres Géphyriens, que de nouvelles observations seront nécessaires pour déterminer leur position systématique.

L'année suivante, Wilson (81), discutant la question de la signification de la métamorphose de l'Actinotroque, considère comme bien établie la position des *Phoronis* parmi les Géphyriens. Il émet cette idée que l'Actinotroque est comparable à la série *Bonellia*, *Thalassema*, *Echiurus*, tandis que la *Phoronis* doit être rapprochée de *Phascolosoma* et *Sipunculus*.

La même année, dans une communication préliminaire, McIntosh (81) tente, pour la première fois, une comparaison entre l'organisation de la *Phoronis* et celle de *Balanoglossus*, sans insister beaucoup sur cette idée, ultérieurement abandonnée par son auteur lui-même.

Puis, en 1882, paraît la très importante communication de Caldwell (82), à la fin de laquelle cet auteur cherche à montrer que le plan de structure des *Phoronis* est essentiellement comparable à celui des Bryozoaires, mais tout particulièrement à celui des Brachiopodes.

La même année, McIntosh (82) émet l'opinion que *Phoronis* est rattachée aux Bryozoaires par l'intermédiaire de *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*.

Bientôt, en 1885, Lankester (85) traduisit les idées en cours au sujet des affinités des *Phoronis* par l'établissement du groupe des Podaxonia, qui réunit: 1) les Siponculides, 2) les Brachiopodes et 3) les Bryozoaires, ces derniers comprenant les Vermiformes (*Phoronis*), les Ptérobranches (*Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*) et les Bryozoaires vrais (Ectoproctes et Endoproctes).

En 1888, McIntosh (88) maintient son opinion, suivant laquelle les *Phoronis* représenteraient un groupe aberrant des Bryozoaires. Et nous voyons deux traités adopter des groupements rappelant celui des Podaxonia de Lankester: Lang (88[1]) établit la classe des Prosopygia, réunissant: 1) les Siponculacés (Siponculides et Priapulides), 2) les *Phoronis*, 3) les Bryozoaires (Ptérobranches, Ectoproctes et Endoproctes), 4) les Brachiopodes; tandis que Hatschek (88) admet un groupe des Tentaculata, comprenant 1) les Bryozoaires (Ectoproctes), 2) les Brachiopodes, 3) les *Phoronis*.

En 1889, Benham (89) discute à son tour la question: il croit les affinités des *Phoronis* plus étroites avec *Sipunculus* qu'avec les Bryozoaires. Un an plus tard, Andrews (90[1]) exprime également l'opinion que les *Phoronis* se rapprochent surtout des Siponculides, et ensuite des Annélides, plutôt que des Bryozoaires. — Cori (90) se montre au contraire favorable au rapprochement des *Phoronis* avec les Bryozoaires, tout en se refusant à admettre que ces affinités puissent être suffisantes pour autoriser l'incorporation des *Phoronis* aux Bryozoaires.

A son tour, Shipley (90) établit une comparaison entre l'anatomie de *Phymosoma* et celle de *Phoronis*, et se prononce en faveur du maintien de ce genre parmi les Géphyriens inermes. De son côté, Ehlers (90) se montre disposé à admettre la parenté de *Phoronis* avec *Sipunculus*, plutôt qu'avec les Bryozoaires. Mais, d'après lui, les Bryozoaires eux-mêmes devraient être rapprochés des Géphyriens. [C'est ce qui a été réalisé dans les groupes des Podaxonia de Lankester et des Prosopygia de Lang.]

En 1892, Blochmann (92), reprenant l'idée de Caldwell (82), se prononce en faveur du rapprochement des *Phoronis* avec les Brachiopodes. Puis, ce sont Korschelt & Heider qui, dans leur traité, comprennent l'embranchement des «Molluscoïdes» comme réunissant les

Phoronis avec les Bryozoaires (Ectoproctes) et les Brachiopodes, c'est-à-dire comme équivalents aux Tentaculata de Hatschek.

En 1895, Oka (95) combat le rapprochement des *Phoronis* avec les Bryozoaires ectoproctes; pour lui, il n'y a là qu'une ressemblance superficielle, et c'est des Siponculides que les *Phoronis* se rapprochent le plus.

En 1896, dans son traité de Zoologie, Perrier place les *Phoronis*, comme Géphyriens tubicoles, parmi les Vers annelés, opinion qui paraissait abandonnée depuis longtemps.

On a vu qu'en 1881, M[c]Intosh (81) avait incidemment suggéré la possibilité d'une comparaison entre *Phoronis* et *Balanoglossus*. En 1897, à la suite de plusieurs notes préliminaires, Masterman (97) publia une importante étude sur l'anatomie de l'Actinotroque, et établit une comparaison détaillée entre cette larve et les Entéropneustes. Il réunit les genres *Phoronis*, *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* en un groupe des Diplochorda qui, joints aux Hemichorda (Entéropneustes) constituent le sous-embranchement des Archichorda.

Simultanément avec Masterman, mais indépendamment de lui, Delage & Hérouard (97) admettaient, comme l'une des classes de leur embranchement des Vermidiens, le groupe des Axobranches, se subdivisant en Vermiformes (*Phoronis*) et Ptérobranches (*Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*). La même année aussi, Parker & Haswell (97), par contre, comprenaient le groupe des Molluscoïdes dans le sens de Korschelt & Heider, mais en y ajoutant les Endoproctes, tandis qu'ils réunissaient *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* avec les Entéropneustes dans le sous-embranchement des Adelochorda.

Enfin, la classification nouvellement proposée par K. C. Schneider (02) mérite d'être signalée. Cet auteur admet un groupe des Tentaculata assez différent de celui qui avait été établi par Hatschek. Les Tentaculata de Schneider réunissent: 1) les Discocephala (*Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*), 2) les Lophophora (*Phoronis* et Bryozoaires) et 3) les Brachiopodes. Ce groupe des Tentaculata, tel que l'entend Schneider, c'est, en somme, le groupe des Molluscoïdes de Parker & Haswell augmenté des genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, le nom de Tentaculata remplaçant avantageusement celui de Molluscoidea. Ce groupe des Tentaculata, c'est encore, si l'on préfère, et aux détails d'ordre intérieur près, le groupe des Prosopygiens de Lang ou le groupe des Podaxonia de Lankester, diminués des Siponculacés.

* * *

Ainsi donc, dans les premiers temps de sa découverte, l'Actinotroque fut successivement rapprochée des Turbellariés [Müller (46)], des larves de Mollusques [*Doris* (Agassiz, 49)], d'Echinodermes [Bipinnaria (Siebold, 50)] et de Bryozoaires [Cobbold, 58], tandis que, comme nous l'avons vu à propos de la morphologie de l'Actinotroque, on l'a plus récemment comparée à la Tornaria, à la Trochophore des Annélides et aux larves des Bryozoaires et des Brachiopodes.

Le jeune ver, issu de la métamorphose, a été unanimement considéré, par les anciens auteurs, comme un Géphyrien, et tout spécialement comme un *Sipunculus*.

Quant à l'adulte, s'il y eut, durant les premières années qui suivirent sa découverte,

unanimité presque absolue pour le rapporter aux Annélides, cette opinion est actuellement abandonnée. L'hypothèse qui remplaça d'abord cette idée, savoir le rapprochement avec les Géphyriens (Siponculides), d'autant plus engageante que la connaissance de l'animal nouvellement métamorphosé y avait déjà conduit, compte encore un certain nombre d'adhérents aujourd'hui, et nous aurons à en tenir compte. Mais l'idée qui rencontra le plus de faveur fut celle d'affinités étroites entre *Phoronis* et les Bryozoaires. Il convient ensuite de citer en bonne place le rapprochement tenté par plusieurs auteurs entre les *Phoronis* et les Brachiopodes, à l'appui duquel des arguments sérieux ont été mis en avant. Enfin, nous aurons à examiner l'idée d'après laquelle *Phoronis* et les genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* seraient des formes très voisines, ce qui nous conduira à envisager la possibilité d'une parenté entre *Phoronis* et les Entéropneustes.

1. Affinités avec les Géphyriens.

Les affinités des *Phoronis* avec les Géphyriens, et tout particulièrement avec le genre *Sipunculus*, ont été admises par un grand nombre d'auteurs, parmi lesquels il convient de citer, en premier lieu: Joh. Müller (50), Krohn (58), Claparède (61) et Schneider (62) — dont l'opinion est basée sur l'étude du jeune animal nouvellement métamorphosé, aucun de ces auteurs n'ayant eu connaissance de l'état adulte, Müller et Claparède n'ayant même pas su que le ver qu'ils rapportaient aux Siponculides était le produit de la métamorphose de l'Actinotroque — en second lieu: Leuckart (67), Claparède (61, 68), Giard (78[1]), Wilson (81), Lankester (85), Lang (88[1]), Benham (89), Andrews (90[1], 90[2]), Roule (90, etc.), Ehlers (90), Shipley (90), Oka (95), Perrier (96), Delage & Hérouard (97), une partie de ces auteurs pensant que les *Phoronis* ont, en outre, des affinités avec d'autres groupes, notamment avec les Bryozoaires.

C'est des Géphyriens inermes que les *Phoronis* ont été rapprochées, spécialement du genre *Sipunculus*. Cependant la plupart des auteurs admettant ce rapprochement ont reconnu qu'il n'était pas suffisant pour incorporer les *Phoronis* aux Siponculides, et le terme de «Géphyriens tubicoles», proposé par Claus (72) en 1872 pour désigner les *Phoronis*, a été plusieurs fois employé depuis lors, notamment par Giard (78[1]), par Roule (90) et par Perrier (96).

C'est par Benham (89) et par Shipley (90) que les affinités des *Phoronis* avec les Géphyriens inermes ont été soutenues le plus sérieusement, le premier basant son opinion sur des recherches dont *Phoronis* avait fait l'objet, tandis que le second s'en rapporte aux résultats qu'il a acquis chez *Phymosoma*. Ce sont ces deux auteurs qui nous fourniront les principaux éléments de la discussion.

Si l'on compare le développement embryonnaire des *Phoronis* avec celui des Géphyriens, on constatera assurément l'existence de certaines ressemblances: mais ces ressemblances, d'un caractère très général, ne sont autres que celles qui s'observent entre toutes les

formes dont le développement comporte un stade Trochophore plus ou moins modifié. En dehors de ces ressemblances, trop générales pour venir à l'appui d'affinités étroites entre les *Phoronis* (Géphyriens tubicoles), les Siponculides (Géphyriens inermes) et les Echiurides (Géphyriens armés), il est extrêmement difficile de trouver des ressemblances spéciales; et il est de fait que les partisans de la parenté des *Phoronis* avec les Géphyriens n'ont jamais trouvé d'arguments en sa faveur dans le développement embryonnaire des types rapprochés. En ce qui me concerne, je ne puis qu'exprimer l'opinion que le développement embryonnaire des *Phoronis* se rapproche au moins autant de celui des Echiurides que de celui des Siponculides.

Une fois atteint le stade Trochophore, le développement des *Phoronis*, des Siponculides et des Echiurides va en divergeant. Chez les Echiurides, tout comme chez les Annélides typiques [il semble difficile aujourd'hui de se refuser à admettre que les Echiurides soient des Annélides ayant perdu leur segmentation], le pôle postérieur de la larve s'allonge en emportant l'anus à son extrémité; d'où formation d'un tronc avec tube digestif droit et anus postéro-terminal. Chez les Siponculides [dont les affinités avec les Echiurides ne sont certainement pas immédiates, mais peut-être établies par l'intermédiaire des Annélides], il me paraît légitime de considérer, avec la plupart des auteurs, l'anus comme dorsal dès son origine [position fréquente chez les larves d'Annélides], ce qui permet d'admettre que le tronc se développe, ici aussi, par allongement de la région morphologiquement postérieure, sous-anale d'abord, puis de plus en plus post-anale. Le tronc, en s'allongeant, n'entraîne donc pas l'anus avec lui, de sorte que cet orifice, postéro-dorsal au moment de sa formation, devient antéro-dorsal, le tube digestif formant une anse à courbure dorsale à l'intérieur du tronc. Chez les *Phoronis*, enfin, les faits demandent à être interprétés, la formation du «métasome» à l'état d'invagination dans le corps larvaire constituant, sans aucun doute, un phénomène cénogénétique. A différentes reprises, je me suis basé sur l'identité des rapports que présente l'ébauche métasomique de l'Actinotroque avec l'ébauche, d'abord préanale, du tronc des *Polygordius* [Woltereck], pour conclure à l'homologie du métasome des *Phoronis* avec le tronc des *Polygordius* et, par conséquent, des Annélides en général. J'ai aussi exprimé l'opinion que, si le métasome des *Phoronis* s'établissait à l'état évaginé, le «tronc» de l'Actinotroque ne se développerait pas, et conserverait les proportions restreintes de la papille anale, telle qu'elle existe chez la jeune larve; le métasome se formerait par allongement de la région sous-anale, entraînant le pôle postérieur à son extrémité, mais laissant l'anus en place, cet orifice étant dorsal dès son apparition. Si l'on admet cette manière de voir, il y aurait la plus grande analogie entre le développement du tronc des *Phoronis* et celui des Siponculides, et cette analogie ne serait masquée que par suite du fait que le tronc se développe à l'état invaginé chez les *Phoronis*, tandis qu'il se développe à l'état évaginé chez les Siponculides.

On a vu plus haut qu'une comparaison entre les larves des Siponculides et l'Actinotroque n'est possible que par l'intermédiaire du type Trochophore, et que ces larves ne présentent pas de ressemblances spéciales immédiates. Toutefois, cette circonstance me paraît

constituer un défaut d'argument en faveur du rapprochement des *Phoronis* avec les Siponculides plutôt qu'un argument contre ce rapprochement.

Reste la comparaison des adultes. Il est clair que cette comparaison n'est possible que si l'on admet que le tronc, formant dans l'un et l'autre cas la majeure partie du corps, a de part et d'autre la même valeur morphologique. Il faut, par exemple, admettre, avec Lang (88[1]), que, en leur qualité de Prosopygiens, les *Phoronis* tout comme les Siponculides ont l'anus antéro-dorsal, l'extrémité aborale étant morphologiquement postérieure, et le tronc insegmenté de ces animaux représentant l'équivalent morphologique du tronc segmenté des Annélides. Or, il ne peut en être ainsi que dans le cas où l'anus serait dorsal chez *Phoronis* et *Sipunculus*, dès son apparition, cas auquel le développement de la région sous-anale revient à un allongement suivant l'axe antéro-postérieur vrai. Si l'on admettait, au contraire, que le tronc des Siponculides est bien l'homologue du tronc des Annélides, tandis que le tronc des *Phoronis* aurait la valeur morphologique d'un pédoncule ventral, tout rapprochement entre les *Phoronis* et les Siponculides serait impossible.

Il faut supposer que les auteurs partisans d'un rapprochement entre les Siponculides et les *Phoronis* (bien qu'ils se soient, en général, trop peu préoccupés de savoir si l'orientation morphologique des formes rapprochées était bien comparable), ont implicitement admis que le tronc des uns est l'homologue du tronc des autres, cette homologie étant la condition *sine qua non* d'une parenté quelque peu étroite des organismes en question. Lankester (85), appliquant à un groupement comprenant notamment les *Phoronis* et les Siponculides, le nom de Podaxonia, montre, par le fait même, que, dans sa manière de voir, la majeure partie du corps de ces animaux a la valeur morphologique d'un pied, c'est-à-dire que, pas plus chez les Siponculides que chez les *Phoronis*, elle ne serait l'homologue du tronc des Annélides. A son tour, Shipley (90), dans son rapprochement entre *Phoronis* et *Phymosoma*, s'exprime ainsi: «I do not enlarge upon the resemblances in the position of the anus, and the lengthening of the ventral surface at the expense of the dorsal . . .» (p. 25), montrant par là que, d'après lui, l'anus caractérise le pôle postérieur morphologique, la majeure partie du corps étant ventrale, tant chez les Siponculides que chez les *Phoronis* et, par conséquent, équivalente à un pied ou à un pédoncule, mais non à un tronc d'Annélide. De son côté, Benham (89), rapprochant les *Phoronis* des Siponculides, dit: «The mouth and anus are closely approximated; the space between them being dorsal» (p. 149), d'où résulterait, encore une fois, que toute la portion post-anale du corps, aussi bien chez les Siponculides que chez les *Phoronis*, appartiendrait morphologiquement à la face ventrale. Lang (88[1]), par contre, en appliquant le nom de Prosopygiens au groupe comprenant, entre autres, les *Phoronis* et les Siponculides, indique déjà par là que, chez les uns et les autres, l'anus est, à ses yeux, antérieur, c'est-à-dire que l'extrémité aborale du tronc est postérieure de part et d'autre, et que le tronc des *Phoronis* est bien l'équivalent du tronc des Siponculides. Lang s'est, dans une autre publication (88[2]), exprimé fort clairement à ce sujet: «. . . so müßte natürlich der Stiel von *Phoronis* . . . ebensogut das Überbleibsel eines ursprünglich gegliederten Annelidenrumpfes sein, wie bei den

Sipunculiden der postanale Körperteil den hinteren Teil eines ursprünglich gegliederten Rumpfes darstellen würde» (88², p. 164).

Pour ma part, c'est à la manière de voir de LANG que je me range, et j'estime avec lui que, tant chez *Phoronis* que chez *Sipunculus*, l'anus est antéro-dorsal, le tronc de ces animaux étant l'équivalent morphologique du tronc des Annélides. Je remarque en passant que, dans une publication toute récente, ED. MEYER (06) adopte la même interprétation. Parlant des Prosopygiens, il dit: «Ferner erscheint die Verlagerung des Afters dorsal gegen das vordere Körperende hin als eine ganz spezielle Eigentümlichkeit der Gruppe . . . Wir können uns ja eine phylogenetische Vorstufe der Prosopygier denken, bei welcher der Hinterdarm noch in seiner ursprünglichen Lage am hinteren Körperende nach außen ausmündete» (p. 11). Il résulte clairement de ces passages et du contexte que MEYER aperçoit, tant dans le tronc des *Phoronis* que dans celui des Siponculides, l'homologue du tronc des Annélides. Cette homologie admise, il en résulte que le tronc des *Phoronis* est, au moins indirectement, homologue au tronc des Siponculides, la situation antéro-dorsale de l'anus, telle qu'elle s'observe chez les uns et les autres, résultant de ce que le tronc, en s'allongeant, laisse l'anus en place, au lieu de l'entraîner à son sommet, comme cela se passe chez les Annélides.

L'homologie du tronc des *Phoronis* avec le tronc des Siponculides acceptée, on constatera que, de part et d'autre, l'organisme comporte en outre une extrémité antérieure méritant jusqu'à un certain point le nom de «tête», cette extrémité étant caractérisée par la bouche, entourée par des tentacules, dont la disposition varie largement. Rapprochant *Phoronis* et *Phymosoma*, SHIPLEY a exprimé l'opinion que «in both genera the mouth is surrounded by a pair of vascular horseshoe-shaped ridges, one of which is dorsal and the other ventral» (90, p. 25). En réalité, si la disposition est telle chez *Phymosoma*, chez *Phoronis* le lophophore est au contraire composé de deux moitiés latérales et symétriques. Aussi me paraît-il exagéré de vouloir pousser la comparaison entre l'extrémité céphalique des *Phoronis* et celle des Siponculides au-delà de cette constatation que, chez les uns et les autres, la disposition des tentacules se ramène à celle d'un cercle entourant la bouche, et laissant l'anus en dehors. A part cette concordance peu précise, l'extrémité orale des *Phoronis* et celle des Siponculides montre des différences importantes, rendant leur comparaison extrêmement difficile.

Il n'en demeure pas moins que les Siponculides, tout comme les *Phoronis*, présentent une subdivision de leur corps en une extrémité céphalique et un tronc. Chez les *Phoronis*, cette subdivision est marquée, intérieurement, par le diaphragme, séparant la cavité céphalique de la cavité du tronc. Une subdivision semblable existe-t-elle chez les Siponculides? SHIPLEY (90, p. 26) a déjà suggéré que le soi-disant appareil circulatoire des Siponculides serait l'homologue de la cavité sus-diaphragmatique des *Phoronis*, auquel cas les Siponculides n'auraient pas d'appareil circulatoire proprement dit. ED. MEYER (06) a repris cette hypothèse, admettant que le pseudo-système vasculaire des Siponculides «der Lophophorhöhle der übrigen Prosopygier entspricht» (p. 12). Il est clair que, si cette homologie était admise, un argument très important s'ajouterait en faveur du rapprochement des *Phoronis* avec

les Siponculides. Malheureusement, nous ne possédons aucun renseignement précis sur le mode de formation de la vésicule mésodermique qui, d'après HATSCHEK, apparaît dans la région du pharynx chez *Sipunculus*, et représente peut-être l'ébauche de la cavité pseudo-vasculaire de cet animal. D'autre part, l'origine du cœlome lophophoral des *Phoronis* n'est, peut-être, pas suffisamment éclaircie non plus, de sorte qu'il n'est guère possible, actuellement, de se prononcer formellement au sujet de l'homologie suggérée par SHIPLEY, et acceptée par MEYER, entre la cavité lophophorale des *Phoronis* et le soi-disant système vasculaire des Siponculides. Toujours est-il que, si l'on adopte cette interprétation de l'organisation des Siponculides, il faut renoncer à trouver chez ceux-ci l'homologue d'un système sanguin quelconque, circonstance qui constitue une simplification de leur organisation non intervenue chez les *Phoronis*.

Pour conclure, j'estime que la parenté des *Phoronis* avec les Siponculides ne peut être admise que si l'on accepte les idées de LANG (88[1], 88[2]) et de MEYER (05). Il faut supposer que les *Phoronis* et les Siponculides dérivent les uns et les autres de formes ancestrales Annélides; le seul reste de la segmentation primitive se retrouverait dans la subdivision du corps en une extrémité céphalique et un tronc, le diaphragme des *Phoronis* ayant la valeur morphologique d'un dissépiment. Dans cette hypothèse, la tête et surtout le tronc des *Phoronis* tout comme des Siponculides correspondraient vraisemblablement à plusieurs segments métamériques fusionnés, sans qu'il soit possible de déterminer le nombre de ces segments. Toutefois, il ne paraît pas que les *Phoronis* adultes possèdent l'équivalent du prostomium des Annélides. Toujours dans l'hypothèse qui nous occupe, l'axe principal topographique correspond à l'axe antéro-postérieur morphologique, c'est-à-dire que l'extrémité aborale est réellement postérieure, la situation de l'anus étant antéro-dorsale. Cette situation de l'anus, évidemment secondaire, et adaptative au mode de vie des *Phoronis* et des Siponculides, peut avoir été, phylogénétiquement, acquise progressivement, l'anus remontant le long de la ligne médio-dorsale. Mais, le fait est que, dans l'ontogenèse, l'anus prend, dès sa formation, une situation dorsale, et reste en place, tandis que le tronc s'allonge en dessous et en arrière de lui, phénomène directement observable chez les Siponculides et masqué, au contraire, chez les *Phoronis*, par suite de leur métamorphose particulière.

Je ne pense pas que l'on puisse méconnaître les affinités des *Phoronis* avec les Siponculides, ces affinités étant probablement établies par l'intermédiaire de formes ancestrales Annélides communes. Reste à voir si les *Phoronis* n'ont d'affinités que dans cette seule direction.

2. Affinités avec les Bryozoaires (ectoproctes).

On a vu que les anciens auteurs, bien que considérant les *Phoronis* comme des Annélides céphalobranches, n'avaient pas méconnu leurs ressemblances avec les Bryozoaires. Un rapprochement plus étroit entre les *Phoronis* et les Bryozoaires fut pour la première fois établi par CALDWELL (82), peu de temps après quoi LANKESTER (85) plaça les *Phoronis*, sous le nom

de Vermiformia, parmi les Bryozoaires, ceux-ci formant l'une des subdivisions des Podaxonia. LANG (88[1]), par contre, rangea les *Phoronis* à côté des Bryozoaires dans son groupe des Prosopygia, tandis que HATSCHEK (88) les réunissait, sous le nom de Tentaculata, aux Bryozoaires (ectoproctes) et aux Brachiopodes. CORI (90) se prononça également en faveur du rapprochement des *Phoronis* avec les Bryozoaires, puis ce furent KORSCHELT & HEIDER (93), qui admirent, sous le nom de «Molluscoidea», un groupement identique aux Tentaculata de HATSCHEK, tandis que, plus tard, PARKER & HASWELL (97) ont compris sous le même nom le même groupement augmenté des Endoproctes. Plus nouvellement, K. C. SCHNEIDER (02) a réuni, sous le nom de Lophophora les *Phoronis* et les Bryozoaires, tandis que B. HALLER (02) désigne par le nom de Lophopoda une subdivision des Ectoproctes formée par les *Phoronis* et les Phylactolémates.

Il est bon de remarquer que la plupart des auteurs acceptant les affinités des *Phoronis* avec les Bryozoaires, ont d'autre part admis que les *Phoronis* auraient, en outre, d'autres affinités plus ou moins immédiates, soit avec les Géphyriens inermes ou les Brachiopodes seulement, soit avec les uns et les autres. Il faut enfin mentionner que le rapprochement des *Phoronis* avec les Bryozoaires a été combattu par plusieurs auteurs, d'après lesquels la ressemblance existant entre ces organismes serait le résultat d'une simple convergence.

Le développement embryonnaire des Bryozoaires ectoproctes est, manifestement, absolument cénogénétique, à tel point qu'il est impossible d'établir une comparaison un peu détaillée entre ce développement et celui d'un autre groupe quelconque. Aussi les données du développement embryonnaire ne paraissent-elles pouvoir être que d'un très faible secours pour l'élucidation des affinités des Bryozoaires. En fait, il n'y aurait rien à tirer d'une tentative de comparaison entre le développement embryonnaire des *Phoronis* et celui des Bryozoaires, pour la discussion des affinités éventuelles de ces deux groupes, et je ne m'attarderai pas à une semblable tentative.

Le rapprochement des larves de Bryozoaires et de l'Actinotroque a été maintes fois effectué, et l'on est généralement d'accord pour reconnaître que les moins altérées des larves de Bryozoaires, telles que Cyphonautes, peuvent se déduire du type Trochophore, auquel l'Actinotroque est, de son côté, réductible. Les larves de Bryozoaires et l'Actinotroque sont donc des Trochophores modifiées. Ce qui est plus important, c'est que, dans un cas comme dans l'autre, la majeure partie de la paroi du tronc de l'adulte s'édifie aux dépens d'une invagination siégeant entre la bouche et l'anus, la métamorphose de l'Actinotroque, tout comme celle des larves de Bryozoaires, consistant essentiellement en l'évagination de l'ébauche en question. De tous les phénomènes de l'ontogenèse, c'est assurément la métamorphose qui rapproche le plus les *Phoronis* des Bryozoaires. La métamorphose des *Phoronis*, relativement simple, est même d'un grand secours pour l'interprétation de la métamorphose des Bryozoaires, fort obscurcie par des processus secondaires.

Venons en maintenant à la comparaison des adultes.

Avant d'entrer dans ce sujet, je dois constater que nous n'avons pas à nous occuper

ici de la question des relations que présentent entre elles les différentes subdivisions des Bryozoaires. Je laisse tout à fait en dehors de la discussion le groupe des Endoproctes, et ne m'arrêterai pas à examiner s'il doit ou non être réuni aux Ectoproctes, ni si. dans l'affirmative. il représente les plus primitifs des Bryozoaires, comme le voudraient certains auteurs. Je me bornerai à constater le fait que c'est aux Phylactolémates que les *Phoronis* ressemblent, incontestablement, le plus — tout en ne pouvant pourtant pas m'empêcher de remarquer qu'il me paraît invraisemblable *a priori* que les Phylactolémates soient les plus primitifs des Bryozoaires, ainsi que le voudrait CORI (90, p. 561). La même idée se retrouve chez SCHULTZ (03^1, p. 416), pour qui les *Phoronis* établiraient un trait d'union entre une forme voisine des Entéropneustes et les Bryozoaires, «wobei natürlich die Phylactelaemata obenan stehen». Et SCHULTZ semble entrer dans les vues de SIMROTH[1], d'après lesquelles l'hémoglobine ne pourrait avoir été acquise que par des animaux d'eau douce, d'où la conclusion plus ou moins implicite que les *Phoronis*, ayant un sang chargé d'érythrocytes, dériveraient de formes ancestrales ayant habité l'eau douce. — Sans vouloir entrer dans la discussion de ces suggestions, d'ailleurs fort intéressantes, je me bornerai à remarquer que toutes les *Phoronis* actuellement connues sont marines et que rien n'indique qu'elles aient eu des ancêtres d'eau douce. Il n'en est pas moins vrai que c'est aux Phylactolémates, ou Bryozoaires d'eau douce, que les *Phoronis* ressemblent le plus.

La grande difficulté, lorsqu'il s'agit d'interprèter la morphologie des Bryozoaires, et de discuter leurs affinités, c'est, assurément, la question de déterminer l'orientation qu'il convient de donner à leur organisme. Les faits tirés de l'ontogenèse des Bryozoaires eux-mêmes étant manifestement insuffisants pour la solution de cette question, il a fallu avoir recours à la morphologie comparée, et celle-ci non plus n'est pas arrivée à un résultat certain.

Trois interprétations au moins ont été mises en avant: 1) La courte ligne bucco-anale représenterait, à elle seule, toute la ligne médio-ventrale, tandis que la majeure partie du corps appartiendrait à la face dorsale. (L'épistome serait comparable au pied des Mollusques.) 2) La ligne bucco-anale représenterait toute la ligne médio-dorsale; la majeure partie du corps serait une production ventrale, comparable à un pied de Mollusque ou à un pédoncule. 3) Les Bryozoaires seraient des Prosopygiens, c'est-à-dire que l'extrémité portant à la fois la bouche et l'anus serait antérieure, la situation de l'anus étant antéro-dorsale; l'extrémité aborale serait morphologiquement postérieure.

Dans la première hypothèse, qui a été défendue par HARMER (85) et par BARROIS (86), il est clair que la comparaison entre les *Phoronis* et les Bryozoaires n'est plus possible, l'organisme des uns étant exactement l'inverse de celui des autres. Mais il s'en faut de beaucoup que les déductions sur lesquelles est basée cette hypothèse soient généralement admises. Je ne puis, tout en m'abstenant de discuter cette question, très embrouillée, que déclarer que,

---

1) SIMROTH, H. Die Entstehung der Landthiere. Ein biologischer Versuch. Leipzig 1891.

pour ma part, je n'accepte pas cette hypothèse, d'après laquelle la majeure partie du corps des Bryozoaires appartiendrait à la face dorsale.

La seconde hypothèse a été formulée pour la première fois par Caldwell (82), auquel elle a été inspirée par la comparaison avec *Phoronis*. Caldwell a, en effet, trouvé dans la métamorphose de l'Actinotroque une explication de la métamorphose des Bryozoaires: admettant l'homologie du métasome invaginé de l'Actinotroque avec le sac interne des larves de Bryozoaires, Caldwell en a tout naturellement été conduit à conclure que la topographie des Bryozoaires est la même que celle des *Phoronis*. Le développement de ces dernières paraissant montrer clairement une prédominance de la face ventrale, il en résulterait que les Bryozoaires présentent la même particularité: de part et d'autre la courte ligne bucco-anale représenterait à elle seule toute la ligne médio-dorsale; la majeure partie du corps, tout le sac viscéral, appartiendrait à la face ventrale. Cette interprétation de l'orientation des Bryozoaires, basée sur l'idée d'après laquelle l'ébauche métasomique de l'Actinotroque serait une production ventrale, est celle qui a rencontré le plus de faveur. Elle permet de se demander si la majeure partie du tronc des *Phoronis* et des Bryozoaires ne serait pas homologue au pied des Mollusques.

Dans la troisième et dernière hypothèse, qui est celle de Lang (88[1], 88[2]) et d'Ed. Meyer (06), la majeure partie du corps des *Phoronis* et des Bryozoaires est homologue au tronc des Annélides, et la situation de l'anus est antéro-dorsale, l'extrémité aborale étant morphologiquement postérieure. Pour ma part, sans pouvoir entrer dans l'examen de tous les arguments que Lang et Meyer émettent en faveur de leur manière de voir, je me bornerai à faire valoir, une fois de plus, à l'avantage de cette hypothèse, l'identité de rapports qui s'observe entre l'ébauche du tronc des *Polygordius* (Woltereck), l'ébauche métasomique des *Phoronis* et le sac interne des larves de Bryozoaires, cette identité me paraissant constituer une forte présomption de l'homologie des régions qui se développent aux dépens de ces ébauches diverses. Il suffit, pour pouvoir accepter l'homologie du tronc des *Phoronis* avec le tronc des Annélides, d'admettre que, l'anus de l'Actinotroque étant dorsal dès son apparition, le point où se forme le métasome correspond au pôle postérieur morphologique, cas auquel le développement du métasome revient à un allongement du corps suivant l'axe principal primitif, exactement comme chez les Annélides. Cette hypothèse conduit à admettre que le soi-disant tronc de l'Actinotroque serait tout entier une production de la face dorsale, mais il ne me paraît pas que cette conception soit plus forcée que celle qui voit, dans le tronc tout entier de l'adulte, une formation ventrale. Quoi qu'il en soit, l'orientation morphologique de l'organisme Bryozoaire est, assurément, beaucoup plus difficile à résoudre que celle de l'organisme *Phoronis*, et l'interprétation que l'on adoptera de cette dernière sera aussi celle que l'on appliquera aux Bryozoaires, pour peu que l'on veuille comparer les deux groupes. Il est à peine besoin de remarquer que, si c'est du rapprochement des deux types que l'on conclut à la concordance de leur orientation, cette concordance ne pourra pas être utilisée comme un argument en faveur de leur rapproche-

ment! Force nous est, pour comparer les deux types, d'admettre que leur orientation morphologique est la même.

Une fois admis que la topographie générale des Bryozoaires est comparable à celle des *Phoronis*, il faut admettre, encore, que les formes sessiles dérivent de formes ancestrales libres, ce qui conduira immédiatement à la conclusion que les Bryozoaires doivent être plus profondément modifiés que ne le sont les *Phoronis*, ces dernières, bien que tubicoles et sédentaires, n'étant pas sessiles au même degré que les Bryozoaires. Aussi peut-on s'attendre à trouver les Bryozoaires beaucoup plus éloignés de la forme ancestrale commune, probablement Annélide, que les *Phoronis*; et il est de fait que, tant l'ontogenèse que l'organisation des Bryozoaires supportent cette manière de voir.

La différence existant, dans le degré de sessilité, entre les *Phoronis* et les Bryozoaires est sans doute suffisante pour expliquer les dissimilitudes que présentent les deux groupes quant à leur forme extérieure. L'invaginabilité de l'extrémité buccale, chez les Bryozoaires, si profondes qu'aient été les modifications qu'elle a apportées à leur organisme, est évidemment le résultat d'une adaptation, à laquelle les *Phoronis* n'ont pas eu à se prêter. L'extrémité libre des Ectoproctes présente d'ailleurs la plus grande ressemblance avec l'extrémité supérieure des *Phoronis*. Cette ressemblance est même absolument frappante si l'on considère certains Phylactolémates, tels que *Cristatella* par exemple: de part et d'autre la bouche, surplombée par un épistome, siége au milieu d'une couronne de tentacules disposés suivant un double fer à cheval, sur un lophophore dans la concavité duquel débouche l'anus. L'organisation interne présente aussi beaucoup de points de comparaison. Chez les Bryozoaires comme chez les *Phoronis*, la cavité du corps est cœlomique et, si l'on veut préciser, représente un gonocèle. Chez les uns et les autres, et particulièrement nettement chez les *Phoronis*, un diaphragme, traversé par l'œsophage, sépare la cavité lophophorale, s'étendant dans l'épistome et les tentacules, de la cavité du tronc. Si l'on admet l'origine Annélide des *Phoronis* et des Bryozoaires, ce diaphragme serait l'homologue d'un dissépiment. La cavité du corps communique avec l'extérieur, chez les *Phoronis*, par une paire de métanéphridies, dont l'homologue paraît se trouver au moins chez les Phylactolémates, à en juger d'après les observations de Cori (93), auxquelles Oka (95) oppose, à vrai dire, des observations autrement interprètées, et sur lesquelles il se fonde principalement pour combattre le rapprochement des Bryozoaires avec les *Phoronis*. Cori (90, p. 562, en note) a déjà eu l'idée de comparer les néphridies des *Phoronis* et des Bryozoaires avec les néphridies thoraciques des Serpulimorphes, et cette idée cadre fort bien avec les vues récemment émises par Ed. Meyer (06), et sur lesquelles j'aurai à revenir dans ma conclusion.

Les *Phoronis* et les Bryozoaires concordent encore par le fait que leur tube digestif est incurvé en U, la courbure étant dorsale dans les deux cas — si l'on admet que les deux types ont même orientation. Le fait que l'on ne trouve, chez les Bryozoaires, au lieu des différents mésentères suspendant le tube digestif des *Phoronis*, que le funicule, représentant vraisemblablement un reste du mésentère principal, ou sous-intestinal, des *Phoronis*, est sans

doute le résultat d'une simplification secondaire des Bryozoaires. J'en dirai autant pour le manque complet de système circulatoire chez les Bryozoaires, qui a souvent été considéré comme un obstacle au rapprochement de ce groupe avec les *Phoronis*, le système circulatoire constituant, chez ces dernières, un trait caractéristique de l'organisation. Ce caractère négatif des Bryozoaires ne peut évidemment être exploité ni dans un sens ni dans l'autre! Reste le système nerveux, très peu développé, tant chez les *Phoronis* que chez les Bryozoaires, mais dont le seul centre est constitué, de part et d'autre, par un ganglion situé entre la bouche et l'anus, la valeur morphologique de ce ganglion étant très difficile à préciser.

En somme, les *Phoronis* et les Bryozoaires présentent de grandes ressemblances dans leur organisation et, à moins que l'on ne préfère y voir le résultat d'une convergence, elles sont suffisantes pour justifier un rapprochement étroit des deux groupes. Mais il faut voir, dans les Bryozoaires, des formes beaucoup plus modifiées que les *Phoronis* par la vie sessile, tant dans leur ontogenèse que dans leur anatomie. Ces dernières sont, sans aucun doute, beaucoup plus rapprochées de la forme ancestrale commune que ne le sont les Bryozoaires. En tout cas, il ne saurait être question de placer les *Phoronis* parmi les Bryozoaires; tout ce que l'on peut faire, c'est de les ranger côte à côte.

3. Affinités avec les Brachiopodes.

Le rapprochement des *Phoronis* avec les Brachiopodes, pour la première fois tenté par Caldwell (82), a été accueilli avec une certaine faveur, les groupes des Podaxonia Lankester (85), des Prosopygia Lang (88[1]) et des Tentaculata Hatschek (88) = Molluscoidea Korschelt & Heider (93) comportant, entre autres, ce rapprochement. Le groupe des Prosopygiens, réunissant les *Phoronis* non seulement avec les Brachiopodes mais encore avec les Bryozoaires et les Siponculides, a été accepté par Blochmann (92), qui admit que «Im allgemeinen scheinen die Beziehungen zwischen den Brachiopoden und *Phoronis* am engsten» (p. 50). Tout récemment, Ed. Meyer (06), tout en acceptant, lui aussi, le groupe des Prosopygiens, considère au contraire les Brachiopodes comme «einen vom Hauptstamme bereits sehr stark abweichenden Seitenzweig» (p. 349).

Si l'on veut comparer le développement embryonnaire des Phoronis à celui des Brachiopodes, on se heurte tout de suite à cette difficulté, que les faits sont, à en juger par les dernières recherches, très différents chez les Ecardides, d'une part, et chez les Testicardides, de l'autre. On ne pourra que constater une certaine ressemblance, déjà relevée par Conklin (02), entre la segmentation de *Phoronis* et de *Terebratulina*, les processus évolutifs des deux types divergeant d'ailleurs profondément à partir du stade gastrula. C'est ainsi que la formation du mésoblaste et des cavités cœlomiques n'est même pas comparable. Quant au développement embryonnaire de *Lingula*, pour citer le seul Ecardide sur lequel nous ayons

des renseignements suffisants [Yatsu[1]] à ce sujet, il ne me paraît présenter aucune analogie avec les phénomènes correspondants des *Phoronis*, et cette constatation a son importance, attendu que c'est dans ce développement des Ecardides, représentant vraisemblablement les plus primitifs des Brachiopodes, que l'on aurait le mieux pu s'attendre à trouver des points de comparaison avec le développement d'autres groupes.

L'Actinotroque a été maintes fois rapprochée des larves de Brachiopodes, en dernier lieu par Conklin (02), qui estime que «with the exception then of the single septum between the collar and the trunk regions, there are no important differences between Actinotrocha and the brachiopod larva» (p. 70). J'ai déjà examiné plus haut cette question et émis l'avis que le septum post-tentaculaire correspond justement à l'une des particularités essentielles de la structure de l'Actinotroque, de sorte que le manque de ce septum chez la larve de *Terebratulina* constitue une différence importante avec l'Actinotroque. Quant aux larves d'Ecardides, elles ne sont pas non plus immédiatement comparables à l'Actinotroque, la seule comparaison possible s'établissant par l'intermédiaire du type Trochophore, auquel toutes ces larves sont plus ou moins facilement réductibles.

La métamorphose de l'Actinotroque n'est pas sans présenter certaines similitudes avec la métamorphose des Brachiopodes (Testicardides), et plusieurs auteurs ont tablé sur ces similitudes pour défendre le rapprochement des deux groupes. Dans leur pensée, le segment pédonculaire des larves de Testicardides est homologue au métasome de l'Actinotroque, l'une et l'autre formation étant ventrale (et peut-être comparable au pied des Mollusques). Le développement du pédoncule étant tout différent chez les Ecardides de ce qu'il est chez les Testicardides, il me semble extrêmement difficile de se prononcer au sujet de la valeur morphologique de cette partie du corps. En tout cas, la comparaison entre ce pédoncule et le métasome de l'Actinotroque me paraît s'imposer beaucoup moins que la comparaison du métasome de l'Actinotroque avec le sac interne des larves de Bryozoaires.

La comparaison de l'anatomie des *Phoronis* et des Brachiopodes adultes soulève immédiatement la même question préalable que la discussion des affinités des *Phoronis* avec les Géphyriens et les Bryozoaires, savoir, quelle est l'orientation morphologique des Brachiopodes. Caldwell (82), considérant que, chez *Phoronis*, la ligne médio-dorsale est bornée à la courte ligne réunissant la bouche à l'anus, a été conduit, par son rapprochement des Brachiopodes avec les *Phoronis*, à admettre que, chez les uns et les autres, la presque totalité du corps serait une production de la face ventrale; opposant à l'ancienne interprétation, d'après laquelle l'une des valves des Brachiopodes serait dorsale et l'autre ventrale, une hypothèse nouvelle, Caldwell (82) a considéré que les deux valves des Brachiopodes seraient ventrales, mais cette hypothèse a été combattue par Blochmann (92, p. 49) et par Conklin (02, p. 69). Pourtant, la plupart des auteurs s'accordent à considérer le pédoncule des Brachiopodes comme une formation ventrale, bien que cette interprétation ne soit pas acceptée sans

1) Cité p. 249.

réserves par Conklin, qui fait valoir que, chez *Terebratulina*, le pédoncule «is derived from that portion of the gastrula which is posterior to the blastopore; I do not see therefore how it can be regarded as ventral in position» (p. 69). Ce que nous savons du développement des Ecardides ne permet pas non plus de trancher cette question, de sorte qu'il faut bien reconnaître que nous ne savons pas quelle est la situation du pédoncule des Brachiopodes par rapport au pòle postérieur de l'organisme, ce pòle postérieur lui-même restant absolument indéterminé. Or, la comparaison des *Phoronis* avec les Brachiopodes semblant comporter que l'on admette l'homologie du métasome, ou majeure partie du corps, des *Phoronis* avec le pédoncule des Brachiopodes, et tout particulièrement de *Lingula*, il est clair que, en l'absence d'évidence directe au sujet de la signification morphologique de ce pédoncule, il faut chercher cette signification dans la comparaison du pédoncule avec le métasome des *Phoronis*. Admet-on que ce métasome est ventral (et l'homologue de nous ne savons quoi, peut-être du pied des Mollusques), il en résultera que le pédoncule des Brachiopodes est également ventral; admet-on, au contraire, que le métasome des *Phoronis* est l'équivalent morphologique du tronc des Annélides, il faudrait en conclure que le pédoncule des Brachiopodes est lui-même, par l'intermédiaire du métasome des *Phoronis*, l'homologue du tronc des Annélides.

Blochmann (92, p. 44) a fort justement remarqué que l'une des questions principales, dans la discussion des affinités des Brachiopodes, serait de savoir s'ils sont segmentés ou non. Tout ce que l'on peut répondre, aujourd'hui encore, à cette question, c'est que, ni l'ontogenèse, ni l'anatomie des Brachiopodes, ne montrent que ces animaux soient segmentés, au sens propre du mot, ce qui n'exclut, bien entendu, nullement la possibilité de leur origine aux dépens de formes segmentées.

La forme extérieure du corps des Brachiopodes et la disposition des organes internes sont, sans aucun doute, grandement modifiées par suite de la présence des deux valves enserrant l'animal. La partie libre du corps, donnant insertion aux bras spiraux, entre la base desquels siége la bouche, n'est pas sans présenter une certaine ressemblance avec le lophophore des Bryozoaires et des *Phoronis*, et l'on s'est fréquemment basé sur cette ressemblance pour justifier le rapprochement de ces différents groupes. Blochmann (92, p. 46) a pourtant relevé qu'il ne s'agit pas là d'une véritable homologie. Il s'en faut aussi que l'homologie mise en avant entre l'épistome des *Phoronis* et Bryozoaires et la lèvre brachiale des Brachiopodes soit établie, bien que ces organes présentent une similitude de rapports évidente.

Quant à l'organisation interne, il est extrêmement difficile d'établir un rapprochement détaillé entre ce qu'elle est chez les Brachiopodes, d'une part, et chez les *Phoronis*, d'autre part. Les deux groupes s'accordent en ce que leur cavité du corps est cœlomique, communiquant avec l'extérieur par une paire de métanéphridies; de part et d'autre les produits sexuels tombent dans la cavité du corps et sont éliminés par les néphridies. Mais il est très douteux qu'il existe, chez les Brachiopodes, une subdivision de la cavité du corps comparable à celle qui est établie, chez les *Phoronis* et les Ectoproctes, par l'intermédiaire

du diaphragme. La courbure du tube digestif paraît être l'inverse, chez les Brachiopodes, de ce qu'elle est chez les *Phoronis* et les Ectoproctes. Peut-être les mésentères iléo-pariétaux des Brachiopodes sont-ils comparables aux mésentères latéraux des *Phoronis*, ces mésentères étant, dans les deux cas, suspenseurs des néphridies, comme l'a remarqué CALDWELL (82). En ce qui concerne le système circulatoire, il est beaucoup plus développé chez les *Phoronis* que chez les Brachiopodes et les dispositions réalisées de part et d'autre ne sont pas comparables en détail. Le système nerveux, enfin, est très différemment constitué chez les *Phoronis* et les Brachiopodes.

En manière de conclusion, j'exprimerai l'opinion que les *Phoronis* et les Brachiopodes n'ont que des affinités très lointaines, s'expliquant par l'hypothèse que les deux groupes dérivent de formes ancestrales voisines, probablement Annélides, dont les Brachiopodes se seraient beaucoup plus éloignés que les *Phoronis*, le tronc ayant, notamment, subi une réduction beaucoup plus forte chez les premiers que chez les derniers. Les *Phoronis* se rapprochent, à mon sens, beaucoup plus des Géphyriens et des Bryozoaires que des Brachiopodes, de sorte que, si l'on admet un groupe réunissant toutes ces formes [Prosopygiens], il faut reconnaître que les Brachiopodes représentent sa subdivision la plus aberrante. Il me paraît que, parmi les Prosopygiens, les *Phoronis* doivent se placer entre les Siponculides et les Bryozoaires, ces derniers, à leur tour, se plaçant entre les *Phoronis* et les Brachiopodes, ce qui doit simplement exprimer que les affinités entre les *Phoronis* et les Brachiopodes sont plus éloignées que les affinités entre les *Phoronis* et les Siponculides, d'une part, et les Bryozoaires, d'autre part.

4. Affinités avec les Ptérobranches (*Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*) et les Entéropneustes.

Dans une précédente occasion (04, p. 102 et suivantes), j'ai fait une critique spéciale de l'hypothèse d'après laquelle les *Phoronis* seraient voisines des genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* et des Entéropneustes. J'ai donné alors un aperçu historique spécial de cette hypothèse, formulée le plus nettement par MASTERMAN (97), lequel réunit les *Phoronis* avec les genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura*, sous le nom de Diplochorda, puis rapproche ceux-ci des Entéropneustes (Hemichorda), de façon à constituer un sous-embranchement, les Archichorda. J'estime qu'il est absolument superflu de rééditer ici cet aperçu historique et la critique que j'ai faite de l'hypothèse en question. Je me contenterai donc de remarquer que, depuis l'achèvement de mon dernier mémoire (04), HARMER (04, 05) a admis le groupe des Hemichordata comme comprenant les Entéropneustes et les Ptérobranches et peut-être les *Phoronis*, tandis que SCHEPOTIEFF (06) a émis l'opinion que les *Phoronis* se rapprochent d'une part des Ptérobranches et d'autre part des Bryozoaires Phylactolémates (p. 89); SCHEPOTIEFF considère (p. 90), les Ptérobranches — et les Entéropneustes — comme des Triarticulata typiques, tandis que les

Phoronis, les Bryozoaires ectoproctes et les Brachiopodes représenteraient des Triarticulata modifiés.

Je constaterai simplement que les affinités réciproques des genres *Cephalodiscus* et *Rhabdopleura* ne paraissent pas pouvoir être mises en doute à l'heure actuelle, pas plus d'ailleurs que celles du genre *Cephalodiscus* avec les Entéropneustes (HARMER 06, p. 113—114). Mais je dois remarquer qu'il me semble très douteux que l'hypothèse de SCHEPOTIEFF[1]), d'après laquelle *Rhabdopleura* serait plus primitive que *Cephalodiscus* (p. 15) et les Entéropneustes dériveraient des ancêtres des Ptérobranches actuels (p. 16), doive être acceptée. Que la parenté de ces différentes formes ne puisse s'expliquer qu'en admettant qu'elles dérivent d'ancêtres communs, c'est évidemment ce que tous les phylogénistes accorderont. Mais la simplicité de l'organisation des *Cephalodiscus*, relativement aux Entéropneustes et de *Rhabdopleura*, relativement à *Cephalodiscus* peut au moins aussi bien être attribuée à une régression résultant du changement des conditions d'existence qu'au maintien de caractères primitifs, car *Rhabdopleura* est, à n'en pas douter, un type extrêmement spécialisé. Toujours est-il que j'estime que la comparaison entre les *Phoronis* et les Ptérobranches est moins difficile à établir par l'intermédiaire de *Cephalodiscus* que par celui de *Rhabdopleura*.

Dans son dernier et très important mémoire sur les Ptérobranches, HARMER (06, p. 119) arrive à cette conclusion que «while *Phoronis* is not closely related to the Pterobranchia, its affinities are really in that direction»; HARMER maintient en effet l'opinion que les *Phoronis* — de même d'ailleurs que les Ptérobranches — ne sont pas apparentées aux Bryozoaires (p. 125).

La comparaison entre *Phoronis* et *Cephalodiscus* soulève immédiatement la question de l'orientation de ces organismes. Il est à noter que MASTERMAN, après avoir admis (97) que le pédoncule des *Cephalodiscus* serait ventral (ventral sucker), a modifié son opinion, pour supposer que, chez cet animal, «the pedicle is morphologically the hind end of the body, and that the actual posterior sacculated part of the animal is a secondary dorsal protuberance. A basal fixative portion of the body in *Phoronis* can be shown on similar grounds to be the true hind end of the body and therefore homologous with the pedicle of *Cephalodiscus*» (98, p. 513).

HARMER (06), par contre, estime que «it can hardly be contested that the region characterised by the central nervous system and the apertures of the oviducts is dorsal [chez *Cephalodiscus*]; and it appears to be natural to regard the alimentary canal as extending into an enormous ventral extension of the body, as in *Phoronis*» (06, p. 22). On le voit, cette idée est absolument opposée à celle de MASTERMAN (98) et elle est basée sur l'interprétation qui voit dans le tronc des *Phoronis* une formation ventrale. En somme, il s'en faut de beaucoup qu'il soit établi que l'orientation de *Phoronis* et de *Cephalodiscus* soit identique, attendu que, pour l'un et l'autre type, deux hypothèses au moins sont en présence, et que rien n'indique que l'hypothèse exacte pour l'un soit également exacte pour l'autre.

---

1) SCHEPOTIEFF, Al. Zur Organisation von *Cephalodiscus*. Bergens Mus. Aarbog 1905 n° 8.

Dans ces conditions, il ne me semble pas qu'il soit légitime d'appliquer, ainsi que le fait Harmer (06, p. 17 etc.), le nom de «métasome» au tronc de *Cephalodiscus*, attendu que l'homologie du tronc de *Cephalodiscus* avec le métasome des *Phoronis* n'est pas démontrée, le terme de métasome étant, au surplus, employé chez *Phoronis* dans un sens conforme à la définition de Hatschek, pour désigner le corps de l'adulte par opposition avec le corps larvaire.

Harmer pense que «the most fundamental fact in the structure of *Cephalodiscus* is the division of the body into the three regions, proboscis, collar and metasome» (05, p. 22). Or, *Phoronis* ne présente qu'une subdivision en deux régions, le lophophore et le tronc, ce qui constitue une différence importante avec *Cephalodiscus*. Il est vrai que Harmer, se basant principalement sur la version que j'ai donnée (04) de la formation du cœlome du tronc de l'Actinotroque, émet la supposition que «the adult *Phoronis* has lost its proboscis while its collar region is represented by the preseptal part of the body, including the lophophore and tentacles» (06, p. 116). Le lobe préoral de l'Actinotroque [bien que sa cavité ne soit, en fait, qu'une portion non séparée de la grande cavité hæmocélique préseptale, renfermant, «en puissance» (potentially), une cavité cœlomique préorale] représenterait le protomère des Hémichordés (p. 116). A cette hypothèse, qui a d'ailleurs déjà été esquissée par Masterman [cet auteur ayant admis (97) que les *Phoronis* adultes ont perdu le protomère qui existait chez l'Actinotroque], je n'ai rien à objecter, si ce n'est que, s'il est difficile d'établir qu'un organe ou même une région entière se trouve quelque part «en puissance», il est bien plus difficile encore, pour ne pas dire impossible, de faire valoir des arguments décisifs à l'encontre de semblable hypothèse. Pour ma part, j'y renonce. A vrai dire, je ne fais aucune difficulté pour reconnaître que c'est évidemment le lophophore des *Phoronis* qui est comparable à la région collaire des *Cephalodiscus*, mais jusqu'à quel point ces régions sont pour cela homologues, c'est ce qu'il me paraît actuellement impossible de décider. Il est incontestable, d'autre part, que toute la région préorale de l'Actinotroque se perd, sans laisser aucun reste, au cours de la métamorphose, de telle sorte que l'organisme *Phoronis* adulte ne comporte aucune portion morphologiquement préorale. L'épistome doit-il être considéré comme une région préorale régénérée? Je ne vois pas pourquoi on ne le soutiendrait pas, ni pourquoi ce repli labial ne représenterait pas, à son tour, l'homologue, «en puissance», d'un protomère d'Hémichordé, ou plus spécialement du disque préoral des *Cephalodiscus*. — Ces hypothèses ne peuvent venir à l'esprit que si l'on admet au préalable les affinités des *Phoronis* avec les *Cephalodiscus*. Or, je persiste dans l'opinion que l'organisation des deux types diffère profondément. Mais, ayant déjà, dans une autre publication (04), fait valoir les arguments qui justifient, à mes yeux bien entendu, cette opinion, je pense qu'il me serait très difficile de reprendre la discussion de cette question sans risquer de faire de la polémique, ce qui serait absolument déplacé ici. Mieux vaut certainement que je déclare simplement que, après comme avant les publications de Harmer (06) et de Schepotieff (04, 05) sur les Ptérobranches, je maintiens l'opinion que les affinités des *Phoronis* ne sont pas dans la direction des Ptérobranches.

Quant au rapprochement des *Phoronis* avec les Entéropneustes, il a été pour la première fois tenté par McIntosh (81) et particulièrement poussé par Masterman (97), qui a établi la comparaison par l'intermédiaire de l'Actinotroque. Masterman ayant mésinterprété l'organisation de l'Actinotroque, la comparaison qu'il a faite de cette larve avec les Entéropneustes tombe par le fait même. Plus nouvellement, Schultz (03[1], p. 414) a émis l'opinion que la *Phoronis* serait mieux comparable que l'Actinotroque aux Entéropneustes. Il est vrai que cet auteur considère les *Phoronis* comme des Triarticulata avec ganglion dorsal invaginé, opinion absolument inadmissible selon moi. Sans doute est-ce à la suite de la publication de Schultz que Shearer (06) est arrivé à l'idée que «as the result of much of this recent work, the tendency of opinion may now be said to regard the adult, rather than the Actinotrocha-larva, as the most suitable place to look for what chordate features *Phoronis* may possess» (p. 490). Que cette tendance existe chez certains esprits, c'est possible, mais que cette tendance soit quelque peu générale, c'est ce dont je me permets de douter. Je pense, quant à moi, que les *Phoronis* n'ont pas d'affinités avec les Chordés, et attendrai, pour discuter l'hypothèse de semblable parenté, qu'elle ait été développée avec arguments à l'appui. — Je n'admets pas davantage les affinités des *Phoronis* avec les «Hémichordés» et n'ai donc pas à m'occuper des relations éventuelles de ce groupe avec les «Euchordés».

Dans le cas où les Ptérobranches auraient des affinités avec les Bryozoaires, ce qui paraît très contestable, les *Phoronis* auraient, par cet intermédiaire, des affinités avec les Ptérobranches, puis, par l'intermédiaire de ceux-ci, avec les Entéropneustes. En tout cas, les affinités des *Phoronis* avec les Ptérobranches et, plus encore, avec les Entéropneustes, ne peuvent être que très indirectes; pour ma part, je n'y crois pas!

Conclusion.

Au cours de l'examen, plutôt sommaire, que je viens de faire de la question si controversée des affinités des *Phoronis*, j'ai été amené à admettre, d'accord avec la majorité des auteurs, que ces animaux sont apparentés à la fois aux Siponculides et aux Bryozoaires ectoproctes, tout en ne repoussant pas absolument l'idée que les *Phoronis* auraient aussi des relations avec les Brachiopodes. D'autre part, je me suis prononcé contre l'hypothèse d'affinités entre les *Phoronis* et les «Hémichordés» (Ptérobranches et Entéropneustes).

Les affinités des *Phoronis*, tant envers les Siponculides qu'envers les Ectoproctes, ne me paraissent à vrai dire pas assez étroites pour justifier leur incorporation à l'un de ces groupes, de sorte que la meilleure manière d'exprimer les relations réciproques de ces animaux, c'est de les ranger côte à côte en un assemblage, dont la valeur sera supérieure à une classe en même temps qu'inférieure à un embranchement. De tous les systèmes proposés, c'est celui de Lang (88[1]) qui a mes préférences, les Prosopygiens de cet

auteur réunissant les Siponculacés, les *Phoronis*, les Bryozoaires (Ptérobranches, Ectoproctes et Endoproctes) et les Brachiopodes. Il faudrait seulement faire sortir des Bryozoaires les Ptérobranches (pour les rapprocher des Entéropneustes) et peut-être les Endoproctes. Si les Bryozoaires étaient réduits aux seuls Ectoproctes, le fait que c'est avec ceux-ci que les *Phoronis* paraissent avoir les affinités les plus étroites pourrait se traduire en les associant, par exemple sous le nom de Lophophora [C. Schneider (02)].

Les relations des *Phoronis* me paraissent donc être, en première ligne, avec les Ectoproctes, et en deuxième ligne avec les Siponculides, les *Phoronis* établissant la transition entre ces deux groupes (opinion maintes fois émise); les relations des *Phoronis* avec les Brachiopodes ne viendraient qu'en troisième ligne, par l'intermédiaire des Ectoproctes. C'est dire que le groupe des Tentaculata Hatschek (88) = Molluscoidea Korschelt & Heider (93) exprime, à mon avis, moins bien les affinités des *Phoronis* que ne le fait le groupe des Prosopygiens de Lang (88[1]).

Les relations des différents Prosopygiens entre eux peuvent s'expliquer par l'hypothèse que les uns et les autres dérivent de formes ancestrales voisines, probablement Annélides. Cette hypothèse est celle de Lang (88[1], 88[2]), qui estime que «die Sipunculiden, Phoronis, vielleicht die Bryozoen, möglicherweise die Brachiopoden, ebenfalls aus irgendwelchen Gruppen segmentirter höherer Würmer in uralter Zeit hervorgegangen sein könnten» (88[2], p. 166). Ed. Meyer (06) exprime des vues analogues: «Wir können somit, wie mir scheint, eine natürliche Entwicklungsreihe aufstellen, welche, von typisch segmentierten Anneliden ausgehend, unter Übergang zu halb sedentärer, zum Teil tubicoler Lebensweise im Schlamm und Sande des Meeresbodens eine den heutigen Terebelloiden ähnliche Zwischenstufe durchgemacht hat und als Endresultat die drei Gruppen der Prosopygier gab, nämlich die noch zu freier Ortsveränderung befähigten, sich im Schlamme eingrabenden Sipunculoiden, die tubicol-sedentären Phoronoiden und die mit ihrem Körper selbst festsitzenden Bryozoen» (p. 359).

Lang (88[2], p. 165) a prévu que les morphologistes feraient, à cette hypothèse de l'origine des Prosopygiens aux dépens de formes ancestrales Annélides, deux objections principales: ils feront valoir que l'ontogenèse des Siponculides, *Phoronis* et Bryozoaires ne montre pas de traces d'une segmentation originelle; et ils refuseront d'admettre que la situation de l'anus soit antéro-dorsale.

En ce qui concerne la première objection, Lang l'a réfutée par avance, en se basant sur l'exemple d'*Echiurus*, qui me paraît décisif. Il convient d'ailleurs d'attirer l'attention sur l'idée récemment défendue par Ed. Meyer (06, p. 359), d'après laquelle les Prosopygiens auraient conservé un reste de segmentation: le diaphragme des *Phoronis* et des Ectoproctes serait homologue à un dissépiment d'Annélide, et tout particulièrement au diaphragme des Térébelloïdes. Je ne puis que renvoyer, à ce propos, aux très intéressantes considérations d'Ed. Meyer.

Quant à la deuxième objection prévue par Lang, cet auteur s'appuie (88[2], p. 166)

sur le cas de *Notopygos*, Annélide chez laquelle l'anus siége dorsalement, à plusieurs segments en avant de l'extrémité postérieure, pour justifier l'opinion d'après laquelle l'extrémité aborale des Prosopygiens est morphologiquement postérieure, la situation de l'anus étant antéro-dorsale (ce qui constituerait simplement l'exagération de la disposition réalisée chez *Notopygos*).

Il est évident que l'hypothèse de la dérivation des différents groupes de Prosopygiens aux dépens d'ancêtres Annélides suppose que l'on admette la légitimité des vues de Lang et de Meyer, dont je crois inutile de faire ici l'analyse détaillée. Il faut admettre que, chez les Siponculides, toute la portion post-anale du corps, c'est-à-dire de beaucoup la majeure partie de l'organisme, est l'équivalent morphologique du tronc des Annélides, et c'est là une interprétation qui ne paraît pas devoir soulever de grandes difficultés, l'anus étant dorsal, dès son apparition, chez la larve de *Sipunculus*, de sorte que l'accroissement de la région sous-anale revient à un allongement suivant l'axe antéro-postérieur vrai. Dans le cas où l'on considérerait, au contraire, que l'anus détermine exactement le pôle postérieur des Siponculides, on arriverait à la conclusion que la région post-anale de ces animaux est une production ventrale, dont l'homologie avec le tronc des Annélides ne pourrait pas être soutenue. Pourtant, ce n'est guère que dans la direction des Annélides que les Siponculides paraissent présenter des affinités.

L'hypothèse trouvant son expression dans le terme même de Prosopygiens suppose que, chez les *Phoronis* aussi, le tronc s'est allongé suivant l'axe antéro-postérieur morphologique, l'extrémité aborale se terminant au pôle postérieur, tandis que l'anus serait reporté dorsalement, en même temps que très en avant, à peine en arrière de la bouche. Cette idée est opposée à l'opinion généralement reçue, d'après laquelle la courte ligne bucco-anale des *Phoronis* représenterait à elle seule toute la ligne médio-dorsale, hypothèse qui se base sur l'idée que l'anus, postéro-terminal chez la larve, caractériserait également le pôle postérieur morphologique de l'adulte. Dans cette hypothèse, la majeure partie du corps des *Phoronis* serait un produit ventral, non comparable au tronc des Annélides, mais peut-être au pied des Mollusques. On doit faire valoir, à l'encontre de cette hypothèse, qui voit dans le tronc des *Phoronis* l'homologue d'un pédoncule ventral, et en faveur de l'hypothèse de Lang, que l'anus est dorsal, dès son apparition, chez la larve des *Phoronis* tout comme chez celle de *Sipunculus*, de sorte que le développement du métasome de l'Actinotroque est directement comparable à l'allongement de la région sous-anale ou post-anale de la larve de *Sipunculus*. L'anus de l'Actinotroque étant reconnu comme dorsal, on est autorisé à supposer que l'axe antéro-postérieur de cette larve passe par l'orifice d'invagination du métasome, cas auquel le développement du métasome revient à un allongement suivant l'axe principal. A l'idée généralement admise, que le métasome de l'Actinotroque est une production ventrale, il faudrait donc substituer l'idée que cette ébauche est développée suivant l'axe antéro-postérieur morphologique, le soi-disant «tronc» larvaire étant une formation dorsale. L'identité des rapports de la première ébauche métasomique chez l'Actinotroque et de la première ébauche du tronc chez les larves

de *Polygordius*, telle qu'elle a été déterminée par Woltereck[1]) me paraît extrêmement favorable à l'idée que les parties qui se développent aux dépens de ces ébauches, savoir le tronc des *Phoronis* et le tronc des *Polygordius*, disons le tronc des Annélides, sont homologues.

Si l'on accepte que la valeur morphologique du tronc des *Phoronis* est donnée par le tronc des Annélides, le rapprochement des *Phoronis* avec les Brachiopodes soulèvera la difficulté de savoir quelle est la signification du pédoncule de ces derniers. Les auteurs partisans d'affinités étroites entre les Brachiopodes et les *Phoronis* ont généralement comparé le pédoncule des premiers au tronc des *Phoronis*. Si celui-ci était l'équivalent morphologique du tronc des Annélides, il en résulterait que le pédoncule des Brachiopodes aurait, lui aussi, cette signification. Le pédoncule des Brachiopodes correspondrait au tronc des *Phoronis*, dont les viscères se seraient retirés pour se loger et se condenser dans la région antérieure, protégée par la coquille.

Si les *Phoronis* descendent de formes ancestrales segmentées, probablement Annélides. il y a tout lieu d'admettre que leur lophophore correspond à plusieurs segments, céphaliques et thoraciques, soudés et confondus, le prostomium ayant d'ailleurs disparu complètement: le tronc, de son côté, serait l'équivalent, disons le produit de la fusion, d'un certain nombre de segments, thoraciques et abdominaux. Du moins cette interprétation, qui est en harmonie avec les vues de Lang et de Meyer, me paraît-elle préférable à celle de Hatschek (91, p. 409), d'après laquelle le «métasome» des Tentaculata ne représenterait qu'un seul métamère.

Dans l'hypothèse à laquelle je me range, les *Phoronis* sont des organismes n'ayant conservé d'autre trace d'une segmentation ancestrale que la subdivision de leur corps en une région lophophorale, jusqu'à un certain point comparable à une «tête», et une région du tronc. Mais les *Phoronis* ne sont plus segmentées, en fait. Elles ne sont pas composées de trois segments [Trimeria de K. C. Schneider], pas même de trois segments archimériques [Masterman] et ne méritent pas davantage d'être considérées comme Triarticulata [Schultz], quand ce serait comme Triarticulata modifiés [Schepotieff]. C'est la conclusion à laquelle conduit l'hypothèse de l'origine des *Phoronis* aux dépens de formes ancestrales Annélides.

---

1) Cité p. 203.

Addendum.

Analyse critique du mémoire de Brooks & Cowles (06).

Bien que cet important mémoire, intitulé «*Phoronis architecta*: its life history, anatomy, and breeding habits», ait été clôturé en mars 1904, et porte la date de 1905, des renseignements particuliers, puisés à la meilleure source, m'autorisent à croire qu'il n'a paru que vers le milieu de 1906. Toujours est-il que, à mon grand regret, je n'en ai eu connaissance qu'après achèvement du manuscrit de la présente Monographie; mais je ne crois pas pouvoir me dispenser de passer en revue les points principaux de ce mémoire. Une partie des résultats a d'ailleurs déjà fait l'objet de deux communications préliminaires de Cowles (04^1, 04^2), et Brooks déclare, au début du travail in extenso: «my own share in the work has been that of instructor and director only» (p. 72).

Ethologie.

Ph. architecta habite des tubes droits, longs de 13 cm. en moyenne, larges d'un peu plus de 1 mm. Ces tubes (formés par une sécrétion de l'extrémité postérieure de l'animal) sont enfoncés dans le sable, leur extrémité supérieure se trouvant généralement de 3 à 5 cm. sous la surface du sable. La longueur des animaux épanouis dépasse notablement celle des tubes.

L'ovaire et le testicule ne se développent pas simultanément, et il semble y avoir protérandrie. Les organes lophophoraux ne se rencontrent que chez les individus à testicule, et sont considérés comme remplissant le rôle de réceptacles séminaux.

La ponte est libre, comme chez *Ph. Mülleri*.

Anatomie de l'adulte.

La subdivision complète du vaisseau lophophoral en deux espaces distincts, afférent et efférent, est vérifiée, mais ce vaisseau est erronément regardé comme annulaire (ring-like).

Le nerf latéral a été suivi jusqu'au ganglion, sans qu'aucune connexion entre eux ait pu être établie. Le nerf gauche est considéré comme se continuant directement, au niveau du ganglion, avec le nerf droit, rudimentaire.

Les néphridies sont, comme le montre la série des fig. 67 à 74, absolument du même type que chez *Ph. psammophila* (cf. mes fig. 11 à 17, Pl. 4), mais cette disposition est interprétée comme existence de deux orifices cœlomiques à chaque néphridie, ce qui, à mon sens, n'est pas exact (voir p. 74).

Développement embryonnaire.

Les blastulas, gastrulas et jeunes larves de *Ph. architecta* ressemblent beaucoup à celles de *Ph. Mülleri*. Le blastocèle est très vaste. L'embryon est cilié dès le stade blastula.

La formation du mésoblaste débute aussitôt que le côté aplati de la blastula commence à s'invaginer. Il n'y a aucune indication de diverticules archentériques, les cellules mésoblastiques s'isolant séparément de l'endoblaste et se répandant dans le blastocèle. Du moins est-ce là l'origine du mésoblaste du lobe préoral et de la région collaire, car l'origine du revêtement mésodermique du tronc n'a pas été élucidée complètement.

Les cellules mésoblastiques répandues dans le lobe préoral se disposent en un saccule, mais il n'y a jamais d'indications que se saccule soit produit par un diverticule, antérieur et impair, de l'archentéron, comme l'a décrit Masterman (00). Ce saccule mésoblastique se dilatant, sa paroi arrive au contact de la face profonde de l'épiderme du lobe préoral, laquelle se trouve dès lors tapissée par un épithélium mésodermique, tandis que la partie libre de la paroi du saccule constitue un septum — formé d'une seule couche de cellules — séparant la cavité préorale de la cavité collaire. L'auteur est très catégorique dans son exposé de la formation du saccule mésoblastique préoral. Aussi, bien que je n'aie jamais rien observé de semblable, ne puis-je pas exclure l'hypothèse qu'il y aurait là une particularité, assurément très intéressante, du développement de *Ph. architecta.*

Le «posterior pit» de Caldwell, ébauche des néphridies, n'a pas de rapports apparents avec le sillon ventral résultant de la soudure de la partie postérieure du blastopore.

Développement postembryonnaire.

L'auteur considère que la courbure du lobe préoral amène la formation d'un «vestibule», la partie restée ouverte du blastopore faisant communiquer ce vestibule avec l'archentéron. Il s'élève contre l'emploi que nous avons fait, Masterman (00) et moi, du terme de stomodéum, pour désigner l'œsophage ectoblastique de l'Actinotroque. Je ferai simplement remarquer que j'ai employé le terme de stomodéum dans le sens même où Hatschek (91, fig. 297, p. 308) l'a appliqué à la Trochophore, pour désigner la portion initiale du tube digestif, formée par une invagination ectoblastique. Mais il est certain que, si la définition exacte du stomodéum est «a pitting in of the ectoderm, which finally breaks through into the enteric cavity» (p. 83), c'est à tort que j'aurai appliqué ce terme à une invagination ectoblastique dont le fond n'a cessé à aucun moment de s'ouvrir dans l'archentéron, par l'intermédiaire de la portion restée ouverte du blastopore.

Il ne se forme pas de proctodéum.

L'origine de la cavité cœlomique du tronc n'a pas été élucidée. L'auteur croit qu'elle résulte de ce que, au moment où la papille anale s'allonge, le revêtement mésoblastique de la région collaire se séparerait de la face profonde de l'épiderme de la papille anale, d'où apparition, dans celle-ci, d'une cavité, qui serait la cavité du tronc. Comme on le voit, cette version est inconciliable avec celle que j'ai fournie de ce processus (voir p. 132).

Le cœlome lophophoral définitif se forme comme l'a décrit Ikeda (01).

Anatomie de l'Actinotroque.

Les observations ont porté sur deux espèces, *A. Wilsoni A* et *B*, dont la première est rapportée à *Ph. architecta.*

L'auteur revient sur ce que «there can not be the least doubt, however, that the preoral lobe at an early stage becomes lined by a sac of mesoderm cells and that the wall of this sac gives rise to the mesentery» (p. 94), c'est-à-dire au septum formant la limite entre la cavité préorale et la cavité collaire. Ce septum se retrouve, toujours complet, chez les Actinotroques de *Ph. architecta* ayant achevé leur croissance, à la différence de ce qui a été constaté par la majorité des auteurs chez les autres espèces.

Après avoir combattu l'existence d'un certain nombre de particularités décrites par Masterman (97), Cowles confirme partiellement la description que cet auteur a donnée du système nerveux de l'Actinotroque. Du ganglion (sans neuropore) occupant la face dorsale du lobe préoral partent, vers l'avant, trois nerfs parallèles, allant se jeter dans un anneau nerveux incomplet, qui suit le bord libre du lobe préoral; mais cet anneau n'est pas directement en rapport avec le ganglion. De celui-ci émergent, en arrière, deux nerfs parallèles, qui, arrivés au cercle tentaculaire, divergent et font le tour du corps suivant l'insertion du septum tronco-collaire. Un anneau nerveux périanal et des nerfs médians dorsal et ventral, partant du second anneau, tels que les a décrits Masterman, n'ont pas été reconnus. Il s'en faut donc encore de beaucoup que l'exactitude du schéma du système nerveux de l'Actinotroque, tel que l'a tracé Masterman, ait été vérifiée.

Quant au nerf qui suit l'insertion du septum tronco-collaire, Cowles dit qu'il devient le nerf circulaire de l'adulte. Ceci me porte à faire cette réflexion: le nerf périœsophagien définitif s'établit bien, effectivement, chez la larve, dès le moment où apparaissent les tentacules de l'adulte, mais je n'ai jamais constaté que ce nerf fût en rapport avec le ganglion larvaire. Je l'ai toujours considéré comme un cercle interrompu médio-dorsalement, et destiné à se complèter par la formation du ganglion de l'adulte.

En fait de vaisseaux de l'adulte, préformés chez la larve, Cowles n'a reconnu que le vaisseau médio-dorsal, et les capillaires en cœcum sur l'extrémité postérieure de l'estomac.

Métamorphose.

Je ne relève que les données relatives au sort des parois du corps larvaire.

L'auteur admet que le lobe préoral, avec le ganglion larvaire, et la partie distale des tentacules se détachent et sont avalés. Mais il croit que la paroi collaire persiste et s'invagine pour donner l'extrémité orale du tube digestif de l'adulte, opinion à laquelle je m'étais moi-même arreté autrefois (03), mais dont je n'ai pas tardé à reconnaître l'inexactitude, qui ne fait plus aucun doute pour moi (voir p. 152 et 224).

Quant à la paroi du tronc larvaire, Cowles a constaté qu'elle est tirée dans l'intérieur du métasome évaginé, et il croit que la majeure partie de cette paroi finit par constituer le rectum définitif. On a vu en son lieu que je ne suis pas convaincu de l'exactitude de cette hypothèse (p. 157—8).

Bruxelles, février 1907.

Imprimerie de Breitkopf & Härtel à Leipzig.

Explication des Planches.

Liste des abréviations.

An.	= Anus.
Arc aff.	Arc afférent } du vaisseau
Arc eff.	Arc efférent } lophophoral.
B^t ur.	Bourrelet urinaire.
C. ad.	Corps adipeux.
C. fus.	Corpuscule fusiforme.
C. pér.	Cercle périanal.
C. tr.	Cavité du tronc.
C. ur.	Canal urinaire.
Cap.	Capillaire.
Cav. coll.	Cavité collaire } de la
Cav. préor.	Cavité préorale } larve.
Cell. sex.	Cellules sexuelles.
Cœl. loph.	Cœlome lophophoral.
Diaphr.	Diaphragme.
Div.	Diverticule stomacal.
Div. vasc.	Diverticule vasculaire.
Ectod.	Ectoderme.
Embr.	Embryons.
Ep.	Epistome.
Epid.	Epiderme.
Est.	Estomac.
f. m.	fibres musculaires.
foss. post.	fossette postérieure (fig. 25, Pl. 8).
Ga.	Ganglion nerveux de l'adulte.
G. l.	Ganglion nerveux de la larve.
Gl. bl.	Globules blancs.
Gl. pol.	Globules polaires.
Gl. r.	Globules rouges.
Grég.	Grégarines.
Int.	Intestin.
Invag.	Invagination.
Lo. préor.	Lobe préoral.
M.	Métasome.
Mc. bas.	Membrane basale.
Membr.	Membrane mésodermique.
Més.	Mésentère.
Més. lat.	Mésentère latéral.
Més. méd.	Mésentère médian.
Mu. circ.	= Muscles circulaires.
Mu. l.	Muscles longitudinaux.
Mu. rad.	Muscles radiaires.
Mu. rétr.	Muscles rétracteurs.
N. circ.	Nerf circulaire.
N. lat.	Nerf latéral.
Néphr.	Néphridie.
Noy. vit.	Noyau vitellin (fig. 5, Pl. 7).
O.	Œuf.
Œs.	Œsophage.
Org. ap.	Organe apical.
Org. loph.	Organe lophophoral.
Ov.	Ovaire.
Pap. an.	Papille anale.
Pav. ur.	Pavillon urinaire.
Périt.	Péritoine.
Po. ur.	Pore urinaire.
Préest.	Préestomac.
S.	Septum larvaire.
Sin. pér.	Sinus péristomacal.
Sin. périan.	Sinus périanal larvaire.
Sol.	Solénocytes.
Som.	Somatopleure.
Spl.	Splanchnopleure.
Spz.	Spermatozoïde.
Sq.	Squelette tentaculaire.
T.	Tentacule de l'adulte.
T. e.	Tentacule externe.
T. i.	Tentacule interne.
t.	Tentacule larvaire.
Θ	Partie dorsale du cercle tentaculaire larvaire.
Testic.	Testicule.
V. aff.	Vaisseau afférent.
V. eff.	Vaisseau efférent.
V. lat.	Vaisseau latéral.
V. loph.	Vaisseau lophophoral.
V. méd.	Vaisseau médian.
V. tent.	Vaisseau tentaculaire.

Planche 1.

Figures d'après le vivant.

Fig. 1 à 6, *Phoronis psammophila* Cori, de la Baie de Naples.

Fig. 1 (× 3). Animal dépouillé de son tube; en *a*, à l'état d'extension; en *b*, le même, à l'état de contraction.

Fig. 2 (× 3). Autre individu, contracté, la portion terminale de l'ampoule fortement gonflée.

Fig. 3 (× $1^1/_2$). Six individus fixés sur une coquille de *Solen*.

Fig. 4 (× 3). Plusieurs animaux à demi-épanouis, montrant les variations dans la coloration de l'extrémité supérieure. En *a*, deux individus sont logés dans un même tube. Celui de gauche régénère son extrémité supérieure.

Fig. 5 (× 30). Extrémité supérieure, vue par la face anale.

Fig. 6 (× 30). Extrémité supérieure, autotomisée, vue oralement et d'en haut. On aperçoit l'infundibulum buccal, surplombé par la lèvre épistomienne. Dans l'espace atrial, ou concavité du lophophore, derrière les tentacules post-buccaux, se voient les organes lophophoraux, absents chez l'exemplaire représenté sur la figure précédente.

Fig. 7. *Phoronis hippocrepia* Wright, var. *Kowalevskyi* Benham, du port de Naples.

Fig. 7 (× $2^1/_2$). Petite portion d'une colonie (mai).

1 a b 2 3 4 a b c d e 5 6 7

Planche 2.

Phoronis hippocrepia.

Coupes transversales, grossies 100 fois.

(Les fig. 1 et 2 se rapportent à la forme incrustante, *Ph. Kowalevskyi*, de Naples.)

Fig. 1. Coupe passant à la base des tentacules d'un individu de petite taille.
Fig. 2. Coupe passant au même niveau, chez un individu bien développé (124 tentacules), porteur d'embryons.

(Les figures suivantes se rapportent à la forme perforante, de Wimereux.)

Fig. 3. Coupe passant immédiatement en dessous de la base des tentacules, chez un grand exemplaire (130 tentacules).
Fig. 4. Coupe intéressant l'épistome.
Fig. 5. Coupe rencontrant la portion supérieure des organes lophophoraux.
Fig. 6. Voir les détails de la portion centrale d'une coupe voisine, fig. 10, Pl. 3.
Fig. 7. Coupe passant à la hauteur de la bouche.
Fig. 8. Intéresse l'anus et les portions culminantes des canaux urinaires.
Fig. 9. Renferme les deux néphridiopores, de part et d'autre de l'intestin.
Fig. 10. Les portions ascendantes des canaux urinaires sont coupées en travers.
Fig. 11. Montre l'entonnoir anal de chacune des deux néphridies.
Fig. 12. Intéresse l'entonnoir oral de la néphridie gauche.
Fig. 13. Entonnoir oral droit et bourrelet épithélial prolongeant, sur la face anale des mésentères latéraux, le bord inférieur des entonnoirs anals.
Fig. 14. L'intestin se soude à la face anale du mésentère latéral gauche.
Fig. 15. Cette soudure s'accentue, d'où dérangement de la symétrie.
Fig. 16. Coupe passant dans la portion inférieure de la région œsophagienne; le bourrelet urinaire droit se prolonge seul aussi bas.

1

6

Org. loph.

7

12

C. tr.

Coel. loph.

Oes.

Coel. loph.

N. circ.

C. ur.

13

Oes.

14

Oes.

2

Embr.

5

Org. loph.

8

Oes.

V. loph.

11

N. circ.

C. tr.

Oes.

Int.

Coel. loph.

15

Oes.

Int.

Bl. ur.

3

4

Ep.

Ep.

9

V. loph.

Oes.

C. ur.

Div. vasc.

10

Oes.

C. ur.

16

Oes.

Greg.

Bl. ur.

Planche 3.

Phoronis hippocrepia.

Fig. 1 (× 100). Coupe transversale passant dans le haut de la région musculaire, montrant les muscles longitudinaux disposés suivant la formule $\frac{12}{6}\Big|\frac{13}{7}$.

Fig. 2 (× 150). Coupe transversale, un peu oblique de haut en bas et d'arrière en avant, particulièrement démonstrative pour le système sanguin lophophoral. (Cette figure, ainsi que la suivante, est empruntée à la variété *Kowalevskyi*, de Naples.)

Fig. 3 (× 150). Coupe transversale, au niveau de l'estomac, montrant l'ovaire et le testicule développés côte à côte, dans la chambre orale gauche, l'ovaire analement (ou dorsalement) par rapport au testicule.

Fig. 4 (× 1000). Coupe transversale d'un tentacule de la rangée externe.

Fig. 5 (× 600). Portion d'une coupe transversale, montrant les rapports des tentacules de la rangée externe entre eux, dans leur portion soudée (fig. 3, Pl. 2).

Fig. 6 (× 600). Paroi du lophophore en dessous de la base des tentacules (fig. 9, Pl. 2).

Fig. 7 (× 600). Coupe transversale de la paroi du corps, au niveau du nerf circulaire (fig. 12, Pl. 2).

Fig. 8 (× 600). Coupe transversale de la paroi du corps, vers le haut de la région musculaire (fig. 1 ci-dessus). La coupe passe par le fond d'un sillon épidermique (cf. fig. 15 ci-après).

Fig. 9 (× 600). Coupe transversale de la paroi du corps, au niveau de l'estomac.

Fig. 10 (× 600). Portion d'une coupe transversale du lophophore, voisine de celle dont la fig. 6, Pl. 2, donne l'ensemble.

Fig. 11 à 14 (× 100). Coupes frontales, suivies d'arrière en avant (dorso-ventralement) dans une extrémité supérieure.

Fig. 15 (× 600). Portion d'une coupe longitudinale de la paroi du corps, au niveau de l'insertion du diaphragme (nerf circulaire).

1.
Cap
Mu l
Praest
Int
Vmed
Vlat

2.
Vloph
loph
Oes.
Cur

3.
Testic
Sin pér
Cad.
Est
Int

4.
Div. vasc
Vlat
fm
Ov

5.
Vlent
fm
Me bas.
Sq
Neirc

6.
Mu circ
Me bas
Sq.
Ectod.
Te.

7.
Neirc.
Me bas.
Mu long
Mu rad

8.
Mu circ
Mu rad.

9.

10.
Ep
Coel loph.
Org loph

11.
Ep
Cur
Int.

12.
Int
Pap ur an
Oes
Pap ur or

13.
An
Diaphr
B. ur

14.
Tr
Embr
Org loph
Gn
Oes.

15.
Int
Me bas
Sq.
Diaphr
Neirc.
Me bas
Mu rad
Ep.
Perit
Mu l.
Mu circ

Planche 4.

Phoronis psammophila.

Fig. 1 à 23, coupes transversales, vues d'ensemble, × 100.

Fig. 1. Coupe d'une couronne tentaculaire en régénération (stade de la fig. 10, Pl. 8).

Fig. 2 à 7. Six coupes successives dans l'extrémité supérieure d'un exemplaire muni d'organes lophophoraux.

Fig. 8 à 17. Dix coupes successives dans l'extrémité supérieure d'un autre exemplaire, porteur d'embryons dans la concavité de son lophophore.

Fig. 18 et 19. Deux coupes passant en dessous des néphridies, montrant la réunion des deux branches du vaisseau latéral.

Fig. 20. Coupe vers le milieu de la région moyenne du tronc. Formule musculaire $\frac{9}{6}\Big|\frac{11}{6}$.

Fig. 21. La même chose chez un autre exemplaire. Formule musculaire $\frac{14}{7}\Big|\frac{12}{7}$.

Fig. 22. Coupe de la région ampullaire, chez un individu ♂.

Fig. 23. Coupe à travers la même région, chez un individu ♀.

Fig. 24 (× 900). Portion de la paroi de l'intestin, empruntée à la figure précédente, montrant les fibres musculaires longitudinales sous la splanchnopleure.

Fig. 25 (× 900). Coupe transversale d'un tentacule de la rangée externe, montrant un corps en massue (p. 38) enchâssé dans l'épiderme.

Fig. 26 (× 150). Coupe sagittale médiane de l'extrémité supérieure.

Fig. 27 (× 1000). Portion de la coupe précédente, montrant le ganglion nerveux central.

Fig. 28 (× 600). Portion de la coupe représentée fig. 13.

Fig. 29 (× 600). Portion de la coupe représentée fig. 15.

(Les fig. 1 et 2 de la Planche ci-après font suite aux fig. 28 et 29 de cette Planche.)


Ep
Embr
arc.aff.
arc eff.
V.loph.
Papan.
Oes.
Coel loph.
Cur
Jnt.
V.eff.
V.aff.
Diaphr.
Pav.urin.
Ga
An
Papan
Diaphr
N.circ.
Jnt
Vmed.
N.lat.
Panur
Mu.long.
Préest.
V.lat.
V.méd.
Testic.
arc.aff.
C.ad.
Est.
Ov.
Par.ur
Cur.

Planche 5.

Fig. 1 à 6, *Phoronis psammophila* (× 600).

Fig. 1. Portion de la coupe représentée fig. 17, Pl. 4.

Fig. 2. Portion de la paroi du corps immédiatement en dessous de la néphridie gauche, montrant la rentrée du nerf latéral dans l'épiderme.

Fig. 3. Coupe transversale de la paroi de l'ampoule: fibres musculaires circulaires à l'extérieur des fibres longitudinales.

Fig. 4. Coupe passant plus bas: inversion des deux couches musculaires.

Fig. 5. Portion d'une coupe voisine de celle représentée fig. 2, Pl. 4, pour montrer la structure des organes lophophoraux.

Fig. 6. Portion centrale d'une coupe transversale de la région moyenne du tronc (cf. fig. 20, Pl. 4), montrant les deux branches du tube digestif et les deux vaisseaux longitudinaux, avec, sur la paroi du vaisseau latéral, des cellules sexuelles primordiales.

Fig. 7 à 20, *Phoronis Sabatieri* (× 100).

Fig. 7. Coupe transversale d'un lophophore chargé d'embryons.

Fig. 8. Coupe transversale d'un autre lophophore.

Fig. 9 à 15. Sept coupes transversales dans l'extrémité supérieure d'un troisième individu.

Ces trois individus sont de l'Etang de Thau, près de Cette.)

Fig. 16. Coupe transversale de la région moyenne du tronc. Formule musculaire $\frac{9}{7}\Big|\frac{9}{5}$ (Lucrino).

Fig. 17. La même chose chez un autre exemplaire, nerf latéral à droite; $\frac{9}{5}\Big|\frac{7}{5}$ (Lucrino).

Fig. 18. La même chose encore chez un exemplaire avec deux nerfs latéraux, droit et gauche (Cette).

Fig. 19. Coupe transversale dans le haut de la région ampullaire (Lucrino).

Fig. 20 (× 600). Coupe longitudinale de la paroi du préestomac (Lucrino).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
Cur.
N.lat
Més lat
N lat.
Me bas
Mu l
Mu circ
Mu.l.
Mu circ
Cell sex
Préost.
V.lat
Int
Vméd.
Embr.
Ep.
Coe loph.
Ep
An
Cur.
Coel loph
Diaphr
Oes.
Vlat
Vméd
Int
Vloph
Diaphr.
Oes
Papur
Cad
arceff
Oes.
Coel loph
Diaphr
Int
Préost.
Vméd
Més.méd
Més.lat
Mésméd
Est
Mu.long

Planche 6.

Phoronis Sabatieri (Cette).

Fig. 1 (× 600). Portion d'une coupe transversale du lophophore voisine de celle dont la fig. 7, Pl. 5 donne l'ensemble. En haut les tentacules externes, en bas les internes.

Fig. 2 (× 600). Portion d'une coupe passant plus haut que la précédente, et montrant les tentacules internes post-buccaux, réunis par la membrane formant la poche incubatrice.

Fig. 3 (× 600). Coupe transversale de la paroi du corps, dans le haut de la région musculaire.

Fig. 4 (× 600). Coupe transversale de la paroi du corps, avec deux faisceaux musculaires longitudinaux, au niveau de leur plus grande hauteur.

Fig. 5 (× 600). Coupe longitudinale de la paroi de l'ampoule, pour montrer l'inversion des couches musculaires longitudinale et circulaire.

Fig. 6 à 9 (× 100). Portions de quatre coupes transversales d'un lophophore, suivies de bas en haut, pour montrer les dispositions vasculaires, et ayant servi à la reconstitution donnée fig. 10 ci-après.

Fig. 10 (× 100). Figure demi-schématique, reconstituée, du système sanguin lophophoral. Le vaisseau lophophoral, sur lequel s'embranchent les vaisseaux tentaculaires, coupés à leur base, ne forme pas un arc complet, mais est interrompu en arrière de la bouche. Ce vaisseau est formé de deux espaces juxtaposés, afférent et efférent.

Fig. 11 à 13 (× 100). Trois coupes longitudinales obliques, suivant les lignes AA, BB et CC de la figure précédente, dans l'extrémité supérieure d'un exemplaire porteur d'embryons.

Fig. 14 (× 500). Portion d'une coupe voisine de celle dont la fig. 12, Pl. 5 donne l'ensemble. Cette figure montre les vaisseaux tentaculaires communiquant avec les deux espaces juxtaposés, afférent et efférent, dont se compose le vaisseau lophophoral.

Fig. 15 (× 400). Portion d'une coupe longitudinale du lophophore, empruntée à la même série que les fig. 11 à 13, et voisine de la fig. 12.

1 Mebas. Sq fm

2 Vtent fm Sq arc eff arc aff

3 Epid Cell gl Mebas Mucirc Mulong Murad

4 Epid Mebas Mucirc Pent Mulong Mesmed

5

6 Vlat Vmed Povur Cur

7 Oes Coel loph Vtent

8 Vaff Veff Povur

9 Vloph Ep

10 Oes Vlat Vmed Vlat Vloph Vaff Veff Dursoz Papan

11 Vtent arc eff arc aff Cap arc eff Mul Vtent

12 Embr Ep Vaff Veff arc aff arc eff Pov Povur Diaphr Mes lat Mulong Ncirc

13 Ep arc aff arc eff

14 arc aff arc eff Oes

15 Ep Vloph Coel loph Em arc aff arc eff Veff Vaff Diaphr Em

Planche 7.

Fig. 1 à 3, *Phoronis Sabatieri* (Cette) (× 900).

Fig. 1. Portion d'une coupe longitudinale, voisine de celle dont la fig. 15, Pl. 6 donne l'ensemble, et montrant l'une des branches d'origine du vaisseau efférent, au dessus du diaphragme.

Fig. 2. La même branche vasculaire, empruntée à une coupe transversale (cf. fig. 11, Pl. 5).

Fig. 3. Coupe transversale du corps adipeux (cf. fig. 19, Pl. 5) avec cellules spermatiques.

Fig. 4 et 5, *Phoronis Mülleri* (Helgoland).

Fig. 4 (× 900). Coupe transversale du vaisseau latéral, avec corps adipeux et cellules sexuelles.

Fig. 5 (× 600). Coupe transversale de l'ovaire.

Fig. 6 (× 400). *Phoronis Sabatieri* (Lucrino). Coupe transversale de la paroi de l'estomac, avec bourrelet digestif.

Fig. 7 (× 1000). *Ph. Sabatieri* (Cette). Globules rouges du sang: *a* et *b*, chez l'animal nouvellement métamorphosé; *c* et *d*, trois semaines après la métamorphose; *e* à *k*, chez l'adulte.

Fig. 8 (× 1000). *Ph. Sabatieri* (Cette). Globules blancs de la cavité du corps.

Fig. 9 (× 1000). *Ph. Sabatieri* (Lucrino). Globules rouges du sang.

Fig. 10 (× 1000). *Ph. psammophila.* Portion de la paroi du vaisseau médian, vue superficielle.

Fig. 11 (× 1000). *Ph. psammophila.* Globules rouges.

Fig. 12 (× 1000). *Ph. architecta.* Globules rouges.

Fig. 13 et 14 (× 1000). *Ph. hippocrepia* (Wimereux). Globules rouges de deux exemplaires différents.

Fig. 15 (× 1000). *Ph. hippocrepia* var. *Kowalevskyi* (Naples). Globules rouges.

Fig. 16 (× 1000). *Ph. gracilis* (Helgoland). Globules rouges.

Fig. 17 (× 1000). Globules rouges de la *Phoronis* issue de la métamorphose d'*A. Metschnikoffi.*

Fig. 18 (× 1000). Globules rouges de la *Phoronis* de Sébastopol (*Ph. euxinicola*).

Fig. 19 (× 1000). Globules rouges du Ver issu d'*A. branchiata* (*Ph. Mülleri*).

Fig. 20 (× 1000). Globules rouges de *Ph. Mülleri.*

Fig. 21 (× 1000). *Ph. Sabatieri.* Coupe d'un vaisseau et corpuscules fusiformes, 20 jours après la métamorphose. Les corpuscules fusiformes sont dans la cavité du corps.

Fig. 22 (× 1000). *Ph. psammophila.* Stades de la dégénérescence des globules rouges et de l'évolution des corpuscules fusiformes, au sein des corps adipeux.

Fig. 23 (× 1000). *Ph. Mülleri.* Même série de stades, montrant la grande variabilité des corpuscules fusiformes. Celui qui est représenté en *j* mesure 150 μ de long.

Fig. 24 (× 200). *Ph. gracilis* (Helgoland). Coupe transversale dans la région de l'ampoule, pour montrer le corps adipeux dans son ensemble.

Fig. 25 et 26 (× 100). Deux coupes transversales de la *Phoronis* de Sébastopol (*Ph. euxinicola*), la première au niveau du lophophore, la seconde au niveau des néphridies.

Fig. 27 (× 200). Distome de *Ph. psammophila* (Naples).

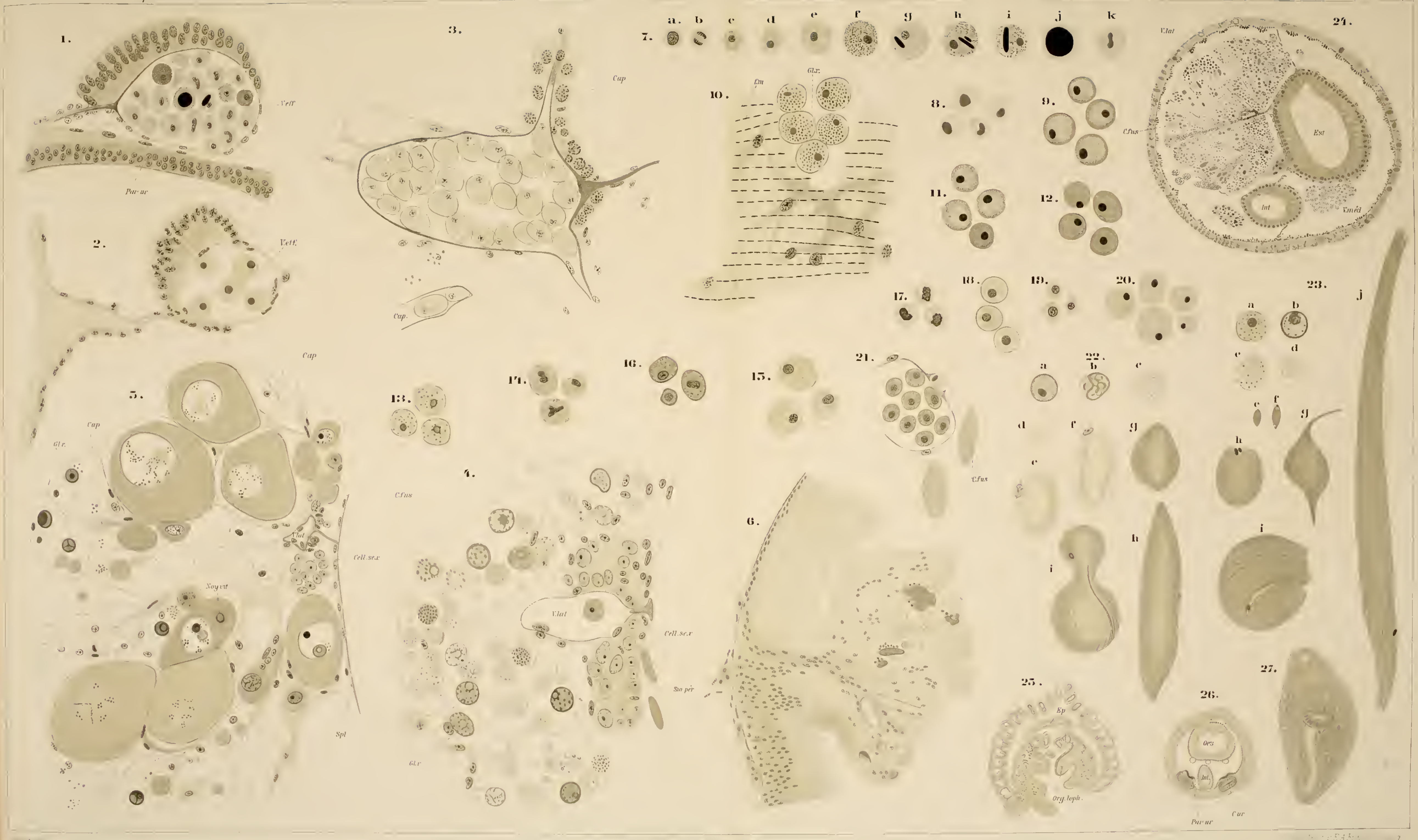


Planche 8.

Fig. 1 à 10 (× 100). *Phoronis psammophila*. Stades successifs de la régénération de l'extrémité supérieure, après autotomie. Explication détaillée p. 165.

Fig. 11 et 12 (× 50). *Ph. hippocrepia* var. *Kowalevskyi*. Stades de la régénération reproductrice.

Fig. 13 (× 50). *Ph. Sabatieri* (Cette). Extrémité ampullaire d'un jeune exemplaire.

Fig. 14 et suivantes, Ontogenèse.

Fig. 14 (× 1000). *Ph. Mülleri*, coupe d'un œuf libre dans la cavité du corps, montrant la figure karyokinétique préparatoire à l'expulsion du premier globule polaire.

Fig. 15 (× 500). *Ph. Kowalevskyi*. Fuseau du second globule polaire.

Fig. 16 (× 500). *Ph. Kowalevskyi*. Oeuf fécondé, montrant les deux pronucléi.

Fig. 17 à 20 (× 500), *Ph. psammophila*.

Fig. 17. Stade 4 en coupe verticale.

Fig. 18. Stade 4 en coupe horizontale.

Fig. 19. Globule polaire pénétrant dans la cavité de segmentation(?).

Fig. 20. Blastula dont la cavité renferme des corpuscules (globules polaires?).

Fig. 21 à 25 (× 500), *Ph. Sabatieri*.

Fig. 21. Blastula aplatie, préalablement à la gastrulation par incurvation.

Fig. 22. Gastrula en coupe frontale; formation du mésoblaste.

Fig. 23 et 24. Coupes obliques dans le même stade que sur la figure précédente.

Fig. 25. Coupe sagittale médiane dans un embryon plus avancé. Fossette postérieure.

Fig. 26 et suivantes, *Phoronis Mülleri* (*Actinotrocha branchiata*).

Fig. 26 (× 400). Blastula in toto.

Fig. 27 (× 400). Gastrula avancée, de profil à gauche.

Fig. 28 (× 400). La même, vue par la face ventrale.

Fig. 29 (× 400). Stade plus avancé, de profil à gauche.

Fig. 30 (× 400). Stade plus avancé encore; couronne ciliaire postorale différenciée.

Fig. 31 (× 400). Jeune Actinotroque, de profil à gauche, quatre jours après la ponte.

Fig. 32 (× 400). La même larve, vue par la face ventrale.

Fig. 33 (× 400). Jeune stade pélagique d'*A. branchiata*, de profil à gauche.

Fig. 34 (× 400). La même larve, vue ventralement. Néphridies débouchant sous l'anus.

Fig. 35 (× 400). Gastrula en coupe transversale.

Fig. 36 (× 400). Larve du stade de la fig. 31, en coupe sagittale médiane.

Fig. 37 (× 400). Coupe sagittale médiane d'un stade plus avancé. La papille anale, ébauche du tronc larvaire, a déjà pris un certain développement.

Fig. 38 (× 150). Coupe transversale d'une *A. branchiata* complètement développée, à travers le lobe préoral, au niveau du ganglion larvaire.

Fig. 39 (× 150). Coupe transversale au niveau des diverticules stomacaux.

Fig. 40 (× 150). Coupe transversale au niveau de la portion antérieure de l'estomac, montrant, à la face dorsale de cet organe, les deux vaisseaux longitudinaux.

Fig. 41 (× 150). Coupe transversale vers le milieu de la région «collaire», montrant, sous l'estomac, l'hæmocèle préseptal et, au dessus de l'estomac, le cœlome du tronc, ou cavité métasomique.



Planche 9.

Actinotrocha branchiata.

Fig. 1 (× 150). Coupe transversale au niveau des terminaisons internes des néphridies et des deux masses globulaires sanguines.

Fig. 2 (× 150). Coupe transversale passant par la base des deux premières paires de tentacules larvaires.

Fig. 3 (× 150). Coupe passant en arrière de la précédente.

Fig. 4 (× 150). Coupe passant par l'orifice métasomique.

Fig. 5 (× 150). Coupe passant au même niveau, chez un autre exemplaire, et montrant les deux séries de tentacules, larvaires et définitifs.

Fig. 6 (× 150). Coupe transversale du tronc d'une larve prête à la métamorphose.

Fig. 7 (× 100). Coupe sagittale médiane d'une larve à métasome peu développé.

Fig. 8 (× 150). Portion antérieure d'une coupe sagittale médiane chez une larve fort avancée.

Fig. 9 (× 150). Portion d'une coupe latérale, de la même série que la précédente.

Fig. 10 (× 150). Portion d'une coupe sagittale plus latérale encore, renfermant un muscle rétracteur collaire.

Fig. 11 (× 150). Portion d'une coupe sagittale tangente au flanc de la larve et renfermant la base des tentacules des deux séries, coupés transversalement.

Fig. 12 (× 1000). Portion de la coupe représentée fig. 8, pour montrer les détails de la paroi du corps, en avant de l'insertion pariétale dorsale du septum.

Fig. 13 (× 1000). Néphridie coupée suivant sa longueur (cf. fig. 9).

Fig. 14 (× 150). Coupe frontale à travers la région antérieure d'une larve avancée.

Fig. 15 (× 600). Coupe à travers un diverticule stomacal (cf. figure précédente).

1.
M
Est.
S.
Sol
C.tr
Tr
Tr
Néphr.
Gl.r
Gl.bl
Car. coll

2.
Est
C.tr
C.ur.
S
Car. coll
IV
IV

3.
Est
Car. coll.
C.tr
M
C.ur
IV
IV
III
III
Car. coll
Coel. loph

4.
M.
Est
M.
C.ur.
T.

5.
M
Est
M
C.tr
VIII
C.ur.

6.
Est
M.
Slut.
M.
M
Mes

7.
Gl
Car. préor.
Oes
S.
Car. coll
S.
Est
M.
C.tr
Int.
C.per
Sac péricar.

8.
Org. ap.
Gl.
Membr.
Oes
S
V.méd
Car. coll
Est
C.tr.
Gl. r
S
M
M.
Coel. loph
T

9.
Car. préor.
S
Car. coll
Dir.
C.tr
Est
S
M
Coel. loph
Nephr.
T.

10.
S.
Div.
C.tr
Mu. rétr
Car. coll
Est
Gl.r
Tm
Coel. loph

11.
XII
XI
X
Car. coll
IX
Coel. loph
VIII
VII
VI
V
Gl. r
Tr

12.
S

13.
S
Sol
Car. coll
Coel. loph
Car
C.tr

14.
Oes
Div.
Div.
Gl. bl
Est
Car. coll
T.
Coel. loph
S.
C.tr
M
M

15.

Planche 10.

Fig. 1 à 5, *Actinotrocha Sabatieri* (× 300).

Coupes sagittales médianes, regardant à gauche, dans les stades successifs du développement d'*A. Sabatieri* (Cette).

Fig. 6 (× 600). Portion de la paroi dorsale du corps, en avant du septum, un peu en dehors du plan médian (fig. 5).

Fig. 7 (× 600). Portion de la paroi dorsale du corps, en avant du septum, suivant le plan médian.

Fig. 8 (× 600). Portion ventrale d'une coupe sagittale non médiane, voisine de la coupe fig. 5, passant par la base d'un tentacule larvaire, dont la base porte l'ébauche d'un tentacule définitif.

Fig. 9 (× 300). Portion antérieure d'une coupe sagittale à peu près médiane dans une larve en métamorphose, montrant le lobe préoral en voie de passer dans l'estomac.

Fig. 10 (× 300). Portion d'une autre coupe sagittale d'une larve en métamorphose, montrant la contraction et l'invagination subies par la paroi du tronc larvaire.

Fig. 11 (× 300). Jeune Ver d'*A. Sabatieri*, nouvellement métamorphosé, en coupe médiane.

Fig. 12 (× 600). *Ph. Sabatieri*, 3 semaines après la métamorphose; coupe médiane.

Fig. 13 (× 300). *Actinotrocha pallida*, coupe sagittale un peu latérale.

Fig. 14 (× 100). Coupe sagittale à peu près médiane, d'*A. Menoni X* (cf. fig. 8, Pl. 12).

Fig. 15 (× 100). Coupe transversale du tronc de la même espèce.

1\. Gl, Oes, Est, t

2\. Gl, Oes., g, Est, t, Int, M., An

3\. Gl., Oes., d, g., Est, Int., t1, M

4\. Gl., g., Oes., Div., Est, S, Cav. coll, t, Ctr., M, Est., Int., Sin. périan.

5\. Gl, Cav. préor., Oes, g., Coel. loph., Cav. coll, Div, S, Glr, Coel. loph., V. dors, T, Ctr., Est, S, t1, Ctr, M., Cap, Sin. périan., Int, An

6\. Oes., g, Cav. coll.

7\. Oes., g.

8\. Glr, Cav. coll, Coel. loph., Coel. loph., Est., S, Ctr., T, t

9\. Gl, T, Lo. préor., Ga, Coel. loph., S, S., Oes., Div., V. méd, Est

10\. T, Ga., S, Ctr, cav. coll., Oes., S, Div., Est

11\. T, Ga, Invag, Oes, Div., Mu. rétr., Coel. loph, Int, t, Est

12\. T, V. tent, Ep., T., V. loph., Invag., Diaphr., Coel. loph., Ga, V. méd, Pap. an., Nerv, Oes., Int

13\. g, Oes., Div., Est, Mu. rétr., t, M, Int

14\. Gl, Membr., Oes., t, gl. r., S, Membr., Est, t, Coel. loph, Mu. rétr., Spl, C. tr., M, Somat, Int, Sin. périan

15\. C. tr., Spl, Int., Somat, Epid., Mes

Verl. v. R. Friedländer & Sohn, Berlin.

Planche 11.

Actinotrocha. (Espèces européennes.)

N. B. Toutes les figures, à l'exception de la fig. 20, se rapportent à des larves conservées et montées dans le baume.

Fig. 1 à 8 (× 150). *A. Sabatieri*; fig. 1 à 4, de l'Etang de Thau (Cette), fig. 5, du Lac Lucrino (Naples), fig. 6 et 7, du petit Pantano de Faro (Messine, mai), fig. 8, du Lac de Fusaro (Naples).

Fig. 9 et 10 (× 150). Jeunes larves de *Ph. psammophila* (Naples, mai).

Fig. 11 à 14 (× 150). *A. Hatscheki* (larve de *Ph. psammophila*?), du petit Pantano, les deux premières d'après des préparations de Hatschek, les deux autres d'après des exemplaires recueillis par MM. Goodrich et Shearer (Faro, Messine, juillet).

Fig. 15 à 17 (× 150). *A. Metschnikoffi*, de Sébastopol (Larve de *Ph. euxinicola*?).

Fig. 18 (× 150). Jeune larve de *Ph. hippocrepia* var. *Kowalevskyi* (Naples, mai), au stade où elle quitte les tentacules de l'adulte.

Fig. 19 (× 150). Larve de *Ph. hippocrepia* (Plymouth), élevée par Mr W. F. Lanchester, jusqu'à un stade Actinotroque bien net, avec ébauche métasomique invaginée.

Fig. 20 (× 200 environ?). Larve de *Ph. hippocrepia* var. *Kowalevskyi* (Naples, juin) un peu plus jeune que la précédente, et également obtenue par élevage, par Mr le Prof. Spengel. Figure d'après le vivant.

Fig. 21 et 22 (× 150). *A. pallida*, la première d'Helgoland (août), la seconde de Wimereux (septembre). (La comparaison avec les fig. 18 et 19 montre qu'*A. pallida* est différente des larves de *Ph. hippocrepia.*)

Fig. 23 à 25 (× 100). *A. branchiata*, les deux premières d'Helgoland (août), la troisième de Naples (janvier). Sur la fig. 23, stade à 12 tentacules, le tronc n'est encore que fort peu développé, et est incurvé dorsalement. Les larves des fig. 24 et 25, ayant l'une et l'autre 20 tentacules, sont directement comparables.

Fig. 26 (× 100). *A. Olgae* (Naples, 6. IV. 1906). Larve avec 20 tentacules. La comparaison avec la fig. 25, représentant une *A. branchiata* portant également 20 tentacules, montre que cette larve est différente d'*A. branchiata.*

Fig. 27 (× 100). *A. branchiata* (Trieste). Exemplaire de Mr le Prof. C. J. Cori.

Fig. 28 (× 50). *A. branchiata* (Helgoland, août). Exemplaire portant 30 tentacules larvaires et les premiers bourgeons tentaculaires définitifs, en 2 séries latérales.

Fig. 29 (× 150). *A. Ashworthi* (Naples, 25. V. 1900). Larve de *Ph. hippocrepia*??

Fig. 30 (× 100). *A. dubia* (Naples, 12. VII. 1903).

Fig. 31 (× 50). *A. Brownei* (Plymouth, septembre 1895). Exemplaire de M. le Prof. E. T. Browne (97); n° 610 des collections du British Museum.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31

Planche 12.

Actinotrocha. Espèces exotiques.

Fig. 1 (× 100). *A. Wilsoni B* (Baie de la Chesapeake). Exemplaire de M[r] H. B. Torrey. (A comparer avec la fig. 28, Pl. 11, représentant une *A. branchiata* × 50.)

Fig. 2 (× 100). *A. Wilsoni A* (Baie de la Chesapeake). Exemplaire de M[r] R. P. Cowles.

Fig. 3 (× 100). *A. Henseni* (Côte du Brésil). Exemplaire de la Plankton Expedition.

Fig. 4 (× 85). *A. Sheareri* (Seychelles). Recueillie par Stanley Gardiner.

Fig. 5 (× 50). *A.* sp. (Seychelles). Deuxième espèce de Stanley Gardiner (voir p. 199).

Fig. 6 (× 85). *A. Gardineri* (Seychelles). Troisième espèce de Stanley Gardiner.

Fig. 7 et 8 (× 85). *A. Menoni X* (Madras). La première figure représente un petit exemplaire de profilà droite, la seconde un exemplaire plus grand par la face ventrale.

1

4

2

3

5

8

6

7

Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

Faune et Flore du Golfe de Naples.

Bereits erschienen: — Ont déjà paru:

Jahrgang / Année		
1.	1.	**Ctenophoren**, von **C. Chun**. 1880. 313 Seiten mit 18 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
	2.	**Fierasfer**, per **C. Emery**. 1880. 76 pagine con 9 tavole. (Vergriffen — Épuisé.)
2.	3.	**Pantopoden**, von **A. Dohrn**. 1881. 252 Seiten mit 18 Tafeln. 60 ℳ — 75 Fr.
	4.	**Corallinenalgen**, von **H. zu Solms-Laubach**. 1881. 64 Seiten mit 3 Tafeln. (Vergriffen — Épuisé.)
3.	5.	**Chetognati**, per **B. Grassi**. 1883. 126 pagine con 13 tavole. 25 ℳ — 31,25 Fr.
	6.	**Caprelliden**, von **P. Mayer**. 1882. 201 Seiten mit 10 Tafeln. 30 ℳ — 37,50 Fr.
	7.	**Cystoseirae**, per **R. Valiante**. 1883. 30 pagine con 15 tavole. 30 ℳ — 37,50 Fr.
	8.	**Bangiaceen**, von **G. Berthold**. 1882. 28 Seiten mit 1 Tafel. 6 ℳ — 7,50 Fr.
	9.	**Attinie**, per **A. Andres**. Vol. I. 1884. 459 pagine con 13 tavole. 80 ℳ — 100 Fr.
4/5.	10.	**Doliolum**, von **B. Uljanin**. 1884. 140 Seiten mit 12 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr.
	11.	**Polycladen**, von **A. Lang**. 1884. 688 Seiten mit 39 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr.
	12.	**Cryptonemiaceen**, von **G. Berthold**. 1884. 27 Seiten mit 8 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr.
6.	13.	**Koloniebildende Radiolarien**, von **K. Brandt**. 1885. 276 Seiten mit 8 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr.
	14.	**Polygordius**, par **J. Fraipont**. 1887. 125 pages avec 16 planches. 40 ℳ — 50 Fr.
7/8.	15.	**Gorgoniden**, von **G. v. Koch**. 1887. 99 Seiten mit 10 Tafeln. 40 ℳ — 50 Fr.
	16.	**Capitelliden**, von **H. Eisig**. 1887. 906 Seiten mit 37 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr.
9.	17.	**Caprelliden**, von **P. Mayer**. Nachtrag. 1890. 157 Seiten mit 7 Tafeln. 24 ℳ — 30 Fr.
	18.	**Enteropneusten**, von **J. W. Spengel**. 1893. 756 Seiten mit 37 Tafeln. 150 ℳ — 187,50 Fr.
10—12.	19.	**Pelagische Copepoden**, von **W. Giesbrecht**. 1892. 831 Seiten mit 54 Tafeln. 150 ℳ — 187,50 Fr.
	20.	**Gammarini**, per **A. Della Valle**. 1893. 948 pagine con 61 tavole. 150 ℳ — 187,50 Fr.
13.	21.	**Ostracoden**, von **G. W. Müller**. 1894. 399 Seiten mit 40 Tafeln. 100 ℳ — 125 Fr.
14—16.	22.	**Nemertinen**, von **O. Bürger**. 1895. 743 Seiten mit 31 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr.
	23.	**Cefalopodi**, per **G. Jatta**. 1896. 268 pagine con 31 tavole. 120 ℳ — 150 Fr.
17.	24.	**Seesterne**, von **Hubert Ludwig**. 1897. 491 Seiten mit 12 Tafeln. 100 ℳ — 125 Fr.
18/19.	25.	**Asterocheriden**, von **W. Giesbrecht**. 1899. 217 Seiten mit 11 Tafeln. 80 ℳ — 100 Fr.
	26.	**Rhodomelaceen**, von **P. Falkenberg**. 1901. 754 Seiten mit 24 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr.
20.	27.	**Mytiliden**, von **Theodor List**. 1902. 312 Seiten mit 22 Tafeln. 120 ℳ — 150 Fr.
21.	28.	**Ichthyotomus sanguinarius**, von **H. Eisig**. 1906. 300 Seiten mit 10 Tafeln. 70 ℳ — 87,50 Fr.
	29.	**Rhizocephala**, by **G. Smith**. 1906. 123 pages with 8 plates. 40 ℳ — 50 Fr.
22.	30.	**Phoronis**, par **M. de Selys-Longchamps**. 1907. 280 pages avec 12 planches. 70 ℳ — 87,50 Fr.

In Vorbereitung: — En préparation: — **Protodrilus**, per **U. Pierantoni**. — **Acanthometriden**, von **W. Schewiakoff**.

Um den Subskribenten, die neu hinzutreten wollen, den Bezug der früheren Bände, soweit sie noch vorräthig sind, zu erleichtern, wird einstweilen der Gesamtpreis der Monographien 5—27 inkl. auf **500 Mark** ermäßigt. Für den Bezug einzelner Monographien sind die Verkaufspreise auf die Hälfte herabgesetzt worden.

Pour faciliter aux nouveaux souscripteurs l'acquisition des volumes précédents le prix des Monographies 5 à 27 incl., prises toutes à la fois, a été réduit à **500 Mark — 625 Fr.**

Chaque Monographie 5 à 27 se vend séparément la moitié du prix indiqué ci-dessus.

Bei Subskription auf wenigstens 5 Jahrgänge beträgt der Preis für den Jahrgang 50 Mark.

Pour les souscripteurs de 5 années au moins, le prix est fixé à 62,50 Fr. par année.

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel.

Vollständig erschienen die Bände: — Ont paru les volumes:

I.	1878—79.	592 Seit. mit 18 Taf.	29 ℳ	441 ℳ = 551,25 Fr.
II.	1880—81.	530 » » 20 »	29 ℳ	
III.	1881—82.	602 » » 26 »	41 ℳ	
IV.	1883.	522 » » 40 »	59 ℳ	
V.	1884.	580 » » 32 »	56 ℳ	
VI.	1885—86.	756 » » 33 »	58 ℳ	
VII.	1886—87.	748 » » 27 »	56 ℳ	
VIII.	1888.	662 » » 25 »	55 ℳ	
IX.	1889—91.	676 » » 25 »	58 ℳ	

X.	1891—93.	680 Seit. mit 40 Taf.	76 ℳ — 95,— Fr.
XI.	1893—95.	694 » » 24 »	58 ℳ — 72,50 Fr.
XII.	1895—97.	772 » » 34 »	
XIII.	1898—99.	773 » » 13 »	43 ℳ — 53,75 Fr.
XIV.	1900—01.	629 » » 18 »	44 ℳ — 55,— Fr.
XV.	1902.	683 » » 30 »	65 ℳ — 81,25 Fr.
XVI.	1903—04.	588 » » 22 »	47 ℳ — 58,75 Fr.
XVII.	1904—06.	528 » » 33 »	58 ℳ — 72,50 Fr.

Bei Bezug der ersten 9 Bände wird deren Preis auf die Hälfte ermässigt. — Pour les acheteurs des volumes 1 à 9 le prix en sera réduit de moitié.

Zoologischer Jahresbericht.

Erschienen sind die Berichte für: — Ont paru les comptes-rendus pour:

1879. Preis 32 ℳ — 40,— Fr.	1884. Preis 36 ℳ — 45,— Fr.
1880. » 31 ℳ — 38,75 Fr.	1885. » 36 ℳ — 45,— Fr.
1881. » 31 ℳ — 38,75 Fr.	1886 bis 1905. Preis jedes Bandes (Jahrgangs) 24 ℳ — 30,— Fr.
1882. » 32 ℳ — 40,— Fr.	
1883. » 34 ℳ — 42,50 Fr.	

Autoren- u. Sachregister zu den Berichten für 1886—1890 bearb. von **P. Schiemenz** u. **E. Schoebel**. Preis 16 ℳ — 20 Fr.

Autorenregister zu den Jahresberichten für 1891—1900 bearbeitet von **E. Hentschel** u. **E. Schoebel**. Preis 12 ℳ — 15 Fr.

Bei Bezug der Jahrgänge 1879—1885 incl. beträgt der Preis derselben nur die Hälfte, also 116 ℳ. — Pour les acheteurs des années 1879—1885 incl., le prix en sera réduit de moitié, à 145 Fr.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.